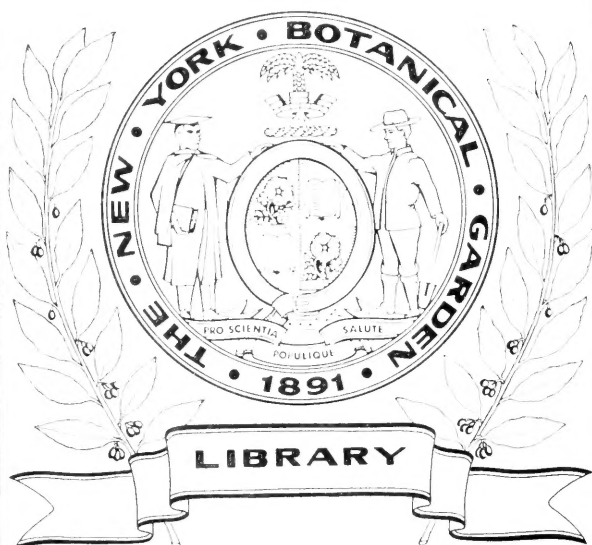




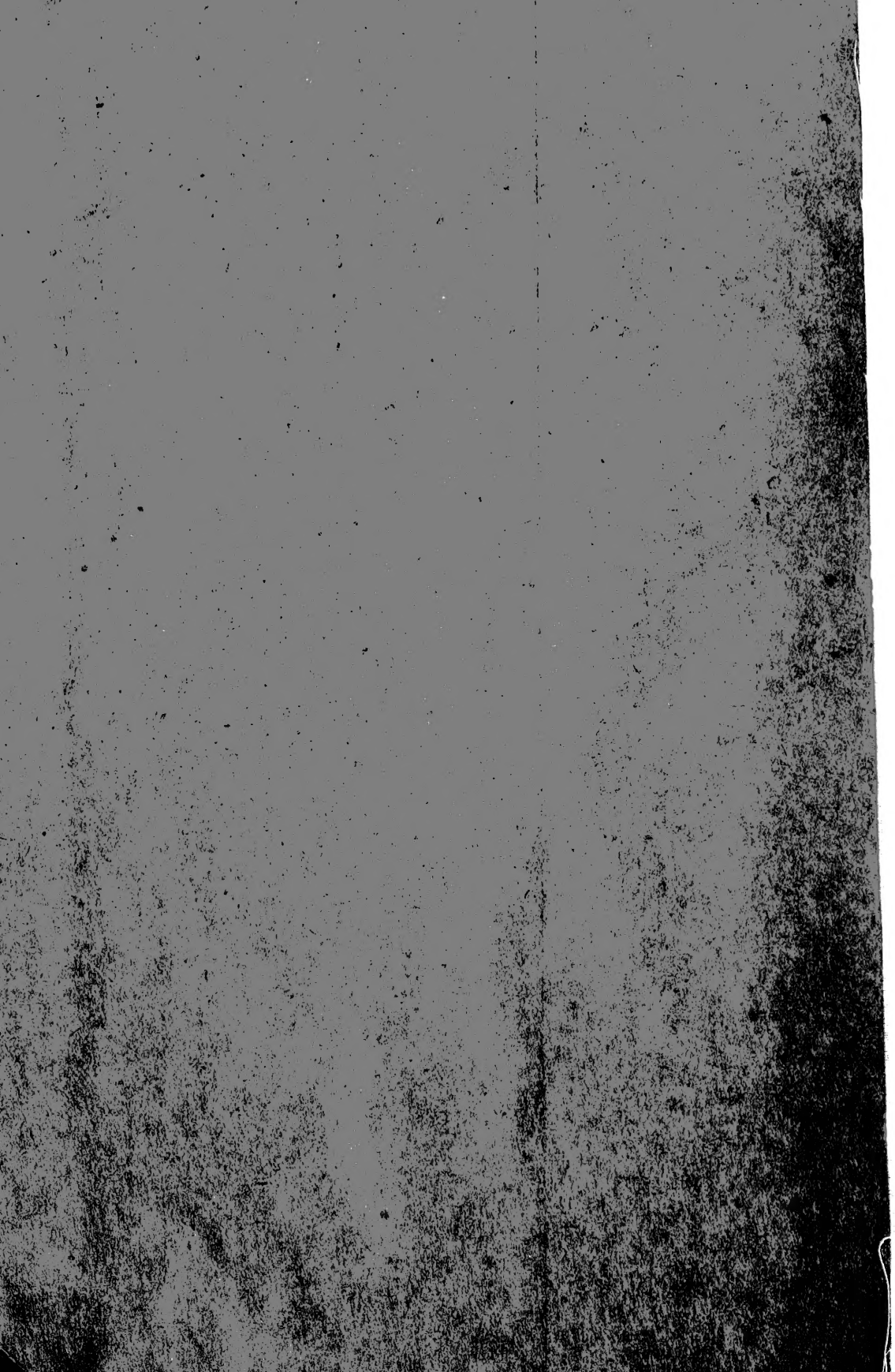
XM  
.03

v. 28-29  
1922









580.3  
734

**ZEITSCHRIFT**

**FÜR**

**INDUKTIVE ABSTAMMUNGS-**

**UND**

**VERERBUNGSLEHRE**

HERAUSGEGEBEN VON

**E. BAUR** (BERLIN), **C. CORRENS** (DAHLEM-BERLIN), **V. HAECKER** (HALLE),  
**G. STEINMANN** (BONN), **R. v. WETTSTEIN** (WIEN)

REDIGIERT VON

**E. BAUR** (BERLIN)

IN VERBINDUNG MIT

**H. NACHTSHEIM**-BERLIN (REF. ZOOL.), **E. SCHIEMANN**-BERLIN (NEUE LITER.),  
**G. STEINMANN**-BONN (REF. PAL., NEUE LITER. PAL.),  
**F. v. WETTSTEIN**-BERLIN (REF. BOTANIK)

**XXVIII. Band**

LIBRARY  
NEW YORK  
BOTANICAL  
GARDEN

**LEIPZIG**

**VERLAG VON GEBRÜDER BORNTRAEGER**

**1922**



---

Alle Rechte vorbehalten

---

# Inhalt

## I. Abhandlungen

	Seite
<b>Bernstein, F. und Faust, A.,</b> Die Theorie der gleichsinnigen Faktoren in der Mendelschen Erblchkeitslehre vom Standpunkt der mathematischen Statistik . . . . .	295—323
<b>Goldschmidt, Richard und Machida, J.,</b> Über zwei eigenartige Gynandromorphe des Schwammspinners <i>Lymantria dispar</i> L. (Hierzu Tafel 3 und 4 Textfiguren) . . . . .	249—258
<b>Hertwig, Günther und Paula,</b> Die Vererbung des Hermaphroditismus bei <i>Melandrium</i> . Ein Beitrag zur Frage der Bestimmung des Geschlechts. (Mit 10 Textfiguren) . . . . .	259—294
<b>Lilienfeld, F. A.,</b> Vererbungsstudien an <i>Dianthus barbatus</i> L. . . . .	207—237
<b>Mohr, Otto L.,</b> Cases of mimic mutations and secondary mutations in the X-chromosome of <i>Drosophila melanogaster</i> . . . . .	1—22
<b>Tänzer, Ernst und Spöttel, Walter,</b> Das Zackelschaf unter besonderer Berücksichtigung der Zuchten des landwirtschaftlichen Instituts der Universität Halle . . . . .	89—206
<b>Tschermak, E.,</b> Über die Vererbung des Samengewichtes bei Bastardierung verschiedener Rassen von <i>Phaseolus vulgaris</i> . . . . .	23—52
<b>Winge, Ö.,</b> Über eine teilweise geschlechtsgebundene Vererbung der Augenfarbe bei Menschen . . . . .	53—74

## II. Kleinere Mitteilungen

<b>Carrière, Reinhard,</b> Über erbliche Ohrformen, insbesondere das angewachsene Ohr läppchen . . . . .	238—242
<b>Lenz, Fritz,</b> Koppelung mit dem Geschlecht oder Lokalisation im Geschlechtschromosom? . . . . .	243—244

## III. Sammelreferat

<b>Blum, Agnes,</b> Alkohol und Nachkommenschaft . . . . .	75—88
--	-------

## IV. Referate

<b>Adametz, Leopold</b> , Herkunft und Wanderungen der Hamiten, erschlossen aus ihren Haustierrassen (Antonius) . . . . .	247
<b>Miyoshi, M.</b> , Japanische Bergkirschen, ihre Wildformen und Kulturrassen (v. Wettstein) . . . . .	324
<b>Mol, Dr. W. E. de</b> , Nieuwe Banen voor het Winnen van waardevolle Varieteten van Bolgewassen (Wittmack) . . . . .	245
<b>Witte, Hernfried</b> , Über weibliche Sterilität beim Thimotheegras ( <i>Phleum pratense</i> L.) und ihre Erbllichkeit (Fruwirth) . . . . .	248



BAND XXVIII Heft I

**ZEITSCHRIFT**  
**FÜR**  
**INDUKTIVE ABSTAMMUNGS-**  
**UND**  
**VERERBUNGSLEHRE**

HERAUSGEGEBEN VON

**E. BAUR** (BERLIN), **C. CORRENS** (DAHLEM-BERLIN), **V. HAECKER** (HALLE),  
**G. STEINMANN** (BONN), **R. V. WETTSTEIN** (WIEN)

REDIGIERT VON

**E. BAUR** (BERLIN)

IN VERBINDUNG MIT

**H. NACHTSHEIM**-BERLIN (REF. ZOOL.), **E. SCHIEMANN**-BERLIN (NEUE LITER.),  
**G. STEINMANN**-BONN (REF. PAL., NEUE LITER. PAL.),  
**F. v. WETTSTEIN**-BERLIN (REF. BOTANIK)

**LEIPZIG**  
**VERLAG VON GEBRÜDER BORNTRAEGER**

1922

## **Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre**

---

Die „Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre“ erscheint in zwanglosen Heften, von denen vier bis fünf einen Band von etwa 20 Druckbogen bilden.

Manuskripte, zur Besprechung bestimmte Bücher und Separata, sowie alle auf die Redaktion bezüglichen Anfragen und Mitteilungen sind an

**Prof. Dr. E. Baur, Berlin N 4, Invalidenstraße 42,**

Landwirtschaftliche Hochschule

zu senden; alle geschäftlichen Mitteilungen an die

**Verlagsbuchhandlung Gebrüder Borntraeger in Berlin W 35,**

**Schöneberger Ufer 12a.**

Die Mitarbeiter erhalten für Originalabhandlungen und Kleinere Mitteilungen ein Bogenhonorar von 48 Mk., für Referate 72 Mk., für Literaturlisten 96 Mk. Bei Originalabhandlungen von mehr als drei Druckbogen Umfang wird nur für die ersten drei Bogen Honorar gezahlt. Dissertationen werden nicht honoriert.

Der durch Textfiguren und größere Tabellen eingenommene Raum wird nur bis zu einem Umfang von je einer Seite pro Bogen honoriert.

Außergewöhnlich hohe Korrekturkosten, die durch unleserliche Manuskripte oder größere nachträgliche Änderungen am Texte verursacht sind, werden vom Honorar in Abzug gebracht.

Die Abhandlungen und Kleineren Mitteilungen können in deutscher, englischer, französischer oder italienischer Sprache verfaßt sein. Referiert wird im wesentlichen in deutscher Sprache.

Von den Abhandlungen werden den Autoren 50 Abzüge ohne besonderen Titel auf dem Umschlag kostenfrei geliefert, von den „Kleineren Mitteilungen“ gelangen nur auf besondere, rechtzeitige Bestellung 50 Freiabzüge zur Anfertigung. — Werden weitere Sonderabzüge gewünscht, so ist die Anzahl rechtzeitig, spätestens bei Rücksendung der ersten Korrektur, zu bestellen. Die über 50 Exemplare hinaus gewünschte Anzahl der Separata wird mit 1 Mk. 50 Pfg. für jeden Druckbogen berechnet. Ein besonderer Titel auf dem Umschlag kostet 25 Mk. Etwa gewünschte Änderungen der Paginierung werden besonders in Ansatz gebracht. Bei mehr als 50 Abzügen gelangt stets ohne besonderen Auftrag ein Umschlag mit besonderem Titel zur Verwendung.

Einseitig bedruckte Sonderabzüge der „Neuen Literatur“ können von den Abonnenten der Zeitschrift zum Preise von 40 Mk. für den Band bei rechtzeitiger Bestellung bezogen werden.

# Cases of mimic mutations and secondary mutations in the X-chromosome of *Drosophila melanogaster*.

By **Otto L. Mohr**,

Anatomical Institute, Christiania University, Norway.

(Eingegangen 20. Juli 1921.)

## Contents.

	Pag.
1. Introductory summary . . . . .	1
2. Singed . . . . .	3
The occurrence of singed . . . . .	3
Description of singed . . . . .	4
The sterility of the singed females . . . . .	5
The location of the singed gene . . . . .	7
The combined action of singed and forked . . . . .	10
The reoccurrence of the singed mutation. Singed <sup>2</sup> . . . . .	10
Valuation of singed . . . . .	11
3. Forked <sup>4</sup> . . . . .	11
The origin of forked <sup>4</sup> . . . . .	12
Description of forked <sup>4</sup> . . . . .	14
Forked <sup>4</sup> a secondary mutation . . . . .	16
4. Mutations and gynandromorphs . . . . .	17
Hairy . . . . .	17
Forked <sup>2</sup> . . . . .	18
Gynandromorph 1819 . . . . .	19
Gynandromorph (?) 1365 . . . . .	21
Literature cited . . . . .	22

## 1. Introductory summary.

It is a well known fact that mutant characters somatically alike may be the product of different genes. Several examples of such mimic mutations are known in *Drosophila melanogaster*. In the present paper

1922 Income tax fund



is recorded a striking case of this kind, in which each of two different genes, both sex-linked recessives, produces a very particular alteration — a curling of all the bristles and hairs of the individual. When the first of them, called *singed*, arose, it was assumed that the character was due to a new allelomorph of the old gene *forked* which also produces a general alteration of the bristles not unlike the one here met with. However, the tests proved that the gene which was responsible for the *singed* character had no connection with *forked*.

Later the converse situation arose: another sex-linked recessive mutation was found which looks so strikingly like *singed* that there seemed to be no doubt that the character was the result of a reoccurrence of the *singed* gene by a new mutation. Nevertheless the tests demonstrated that this time the alteration was caused by an allelomorph of *forked*, *forked*<sup>1</sup>, and had nothing to do with the *singed* mutation.

When the very special nature of the somatic manifestation which the two genes have in common is considered, it seems remarkable that they are genetically unrelated. That this is the case is shown not only by their different location in the X-chromosome, but also by the fact that the homozygous *singed* females are completely sterile, in contrast to the *forked*<sup>1</sup> flies which are of normal fertility in both sexes. The sterility of the *singed* females is due to a defective condition of their eggs which is accompanied by a constant change in their form. The *forked*<sup>1</sup> mutation arose in a fly which was homozygous for the ordinary *forked* gene. It accordingly furnishes an example of a secondary mutation in the *forked* locus, being removed from normal by two independent mutational steps.

A few other mutations found during the work are recorded; among these are an additional mutation in the *singed* and two in the *forked* locus. Two gynandromorphs are described, one involving the *singed* character, which is one of the most favorable mutations for the study of gynandromorphs in *Drosophila*. For the explanation of the other a secondary mutation of *ruby*<sup>2</sup> back to normal offers the simplest of the alternative possibilities discussed.

The *singed* mutation arose while the author was a guest in the laboratory of Dr. T. H. Morgan at Columbia University; and the author wishes to express his sincere thanks to Dr. Morgan for this hospitality and for the stocks with which the crosses were carried out. He

is also indebted to Dr. C. B. Bridges, who was kind enough to correct the English text, and from whom he obtained a corrected map of the first chromosome<sup>1)</sup>.

## 2. Singed.

### The occurrence of singed.

In an experiment which was made in order to locate an autosomal lethal that had arisen in the vestigial stock, a wild-type male with the lethal<sup>2)</sup> and the vestigial gene in one of its II-chromosomes and the gene for purple in the other was crossed to four females homozygous for the following recessive genes in the second chromosome: black purple vestigial arc and speck. The expectation was that half of the F<sub>1</sub> flies would be purple and the other half vestigial, which was the case. But it was observed in the first days count (Culture 558, Oct. 5, 1918) that a few of the males showed a peculiar form of the large bristles upon the head and the thorax. Instead of being long, slender and tapered they were shortened and curled as though singed by heat, not unlike the recessive sex-linked character forked (f, bristles; at 56.5). The final result of the counts was 41 purple and 44 vestigial females; 39 purple and 52 vestigial males. Of the purple males 4, and of the vestigial males 7 were "singed".

The fact that only males exhibited this peculiar bristle character indicated that it was recessive and sex-linked; and the number of affected males made it probable that one of the females used in the cross had been heterozygous for the gene in question. That the males which carried the new character were derived from the black purple vestigial arc speck ("5-ple") females was conclusively proven by back-crossing one of the singed males to 5-ple females from stock. The purple singed male tested gave 28 5-ple and 28 purple sons and daughters (601, Oct. 17, 1918). One of the heterozygous females obtained in this cross gave when outcrossed 113 females, 46 not-singed and 37 singed males, thus proving that the character, like the old forked, was recessive and sex-linked (680, Oct. 29, 1918).

It was assumed that we were dealing with a reappearance through a new mutation of the old character forked or of an allelomorph thereof

<sup>1)</sup> This map has since been published in Proc. Natl. Acad. Sci., Febr. 1921.

<sup>2)</sup> Preliminary data indicate that this lethal gene is located in the II chromosome about 30 units to the left of vestigial, or at about 35 to the right of Star.

and accordingly three purple singed males from 558 were crossed in mass cultures to eight females, half of which, according to the cross from which they were derived, were expected to be heterozygous for forked. If we were dealing with a reappearance of the old forked gene or with an allelomorph some of the females originating from this cross would be forked, having received one forked gene from their father and one from their heterozygous mother. The mass culture gave 151 females, all wild-type; 105 wild-type and 32 forked males (584, Oct. 15, 1918).

The absence of forked females proved that the new gene was not identical with or allelomorphic to the old forked gene. We were dealing with a new mutant gene, located somewhere else in the X-chromosome. The singed males were now more carefully examined and it was found that the character possessed somatic peculiarities which made a separation from forked flies easy.

### **Description of singed.**

The description of the character forked given by Morgan and Bridges ('16) is as follows: "The large bristles (macrochaetae), instead of being long, slender and tapered, are greatly shortened and crinkled as though scorched. The ends are forked or branched, bent sharply or merely tickened. The bristles which are most disorted are those upon the scutellum, where they are sometimes curled together in balls." The alteration is present in the large bristles throughout the body, but the small hairs all over the body are entirely unaffected.

The macrochaetae upon the head and thorax of the singed fly are somewhat shortened and thickened but not as much so as they are in forked flies. On the other hand they are much more pronouncedly curled, those on the scutellum often being curled together into balls. Not a single bristle upon the whole body is unaffected. The curled bristles are sometimes also branched, but not very often. The sharp bending which is so typical in forked flies is rarely seen in singed individuals (Fig. 1).

The somatic feature which makes separation of singed from forked certain is the fact that the characteristic curling also extends to all the tiny hairs upon the thorax and all the small hairs all over the body. The only small hairs which are not distinctly affected are those around the wing margin. In the wing the singed character may therefore be recognized only in the two somewhat larger hairs on the costa, just before the apex of the first vein.



### The sterility of the singed females.

In order to obtain a pure singed stock, singed females were bred to singed males, but no offspring were produced. Singed females were then tested in mass cultures and on a large scale, by males from the wild and from several mutant stocks. They were seen to copulate with the males in the usual way, and after some days their ovaries contained a seemingly normal number of eggs at different stages of development. But they proved to be entirely sterile not only with their own but with all males.

To determine the nature of this sex-limited sterility virgin singed females were mated (2294, Nov. 7, 1920) and isolated in separate glass tubes with banana agar culture media. An equal number of their heterozygous sisters of same age and kept under equal conditions served as control (2295). The following day the three singed females had laid 10, 2 and 5 eggs respectively while their heterozygous sisters had laid 5, 6 and 6 eggs.

However, the eggs of the singed females looked very different from the normal eggs of their heterozygous sisters. They were very much shorter, and seemed to lack the two filaments normally present.

The ovaries of singed females were now dissected, and it was found that the eggs in reality possessed two filaments but these were shorter, broader, and more flattened towards the end than those of normal eggs. Their insertion was shifted to a place a little anterior to the middle of the egg while those of normal eggs have their position near the anterior end (Fig. 2).

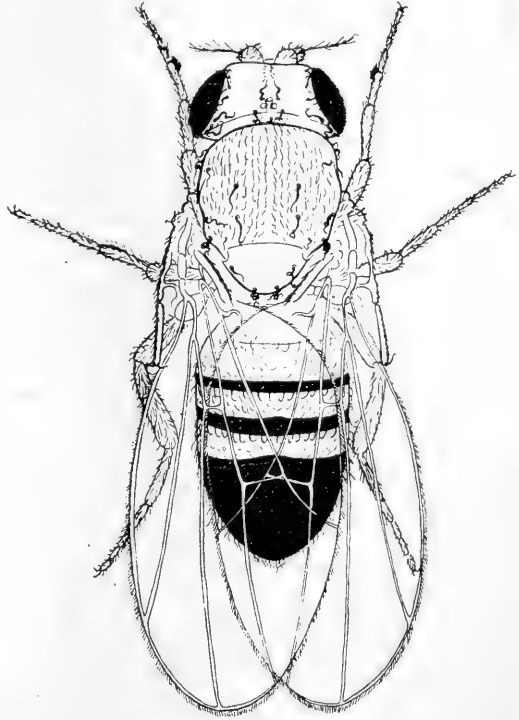


Fig. 1. Singed male.

This difference in the form of the eggs could not be explained as due merely to an incomplete development, since eggs in the ovaries of not-singed females are elongated and have typically long and slender filaments near the anterior end at stages which undoubtedly are younger than that of the eggs laid by the singed females.

The fact that these deformed filaments stick to the surface of the egg, in connection with their shifted position which prevents their ends from projecting beyond the anterior end of the egg, explains why they were at first overlooked.

Repeated tests proved that the defective condition of the eggs was constant in the singed females and that the eggs without exception

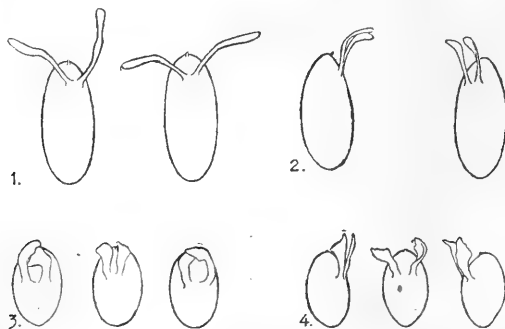


Fig. 2.

1. Eggs laid by wild-type females. 2. Eggs from the ovary of wild-type females.
3. Eggs laid by singed females. 4. Eggs from the ovary of singed females.

failed to develop. During the experiments the singed males and the heterozygous females from which the sterile singed females were derived were outcrossed repeatedly, so it does not seem likely that the egg alteration and the sterility, is due to a special gene linked to the singed.

Singed is the first sex-linked mutation in *Drosophila* which causes a defective condition of the eggs with complete sterility. The sex-linked gene fused was thought to cause complete sterility of the homozygous females until Miss Lynch showed ('19) that in rare cases fused females give offspring with not fused males. The sex-linked recessive lozenge was also believed to produce sterility of the females, but the author has bred lozenge in unselected mass cultures without great difficulty.

### The location of the singed gene.

In order to determine the location of the singed gene, singed males were crossed to eosin miniature females ( $w^e$ , eye color, at 1.5; m, wings, at 36.1), and the wild-type heterozygous  $F_1$  females were crossed singly to eosin miniature brothers, with the result shown in table 1.

Table 1.  $P_1$ , eosin miniature  $\text{♀} \times$  singed  $\text{♂} \text{♂}$ ; B. C.,  $F_1$  wild-type  $\frac{w^e}{sn} \frac{m}{\text{♀}} \times$  eosin miniature  $\text{♂} \text{♂}$ .

Nov. 8 1918	$\text{♀} \text{♀}$	$\text{♂} \text{♂}$							
		0		1		2		1,2	
		$w^e$ m	sn	$w^e$ sn	m	$w^e$	sn m	$w^e$ sn m	+
701	147	43	51	9	8	7	12	1	—
703	145	54	60	9	13	8	12	1	—
704	153	54	46	9	6	11	14	—	1
707	166	51	43	8	16	7	11	—	—
708	180	61	55	10	18	12	19	—	1
Total	791	263	255	45	61	45	68	2	2

The males of table 1 give a percentage of recombination of 14.8 for eosin singed and 15.8 for singed miniature. This indicated that the singed locus must be about half way between eosin and miniature. However, these values would place miniature less far to the right than does the calculation based upon earlier and much more extensive data, so it was expected that singed is really located somewhat farther to the right, probably between club (cl, wings, at 16.7) and cut (ct, wings, at 20.0), and it was therefore decided to determine the location of singed with reference to the latter of these two loci.

Eosin ruby<sup>2</sup> singed males were crossed to scute echinus cut females (ruby, rb, eye color, at 7.5; scute, sc, bristles, at 0.0; echinus, ec, eye; at 5.5). The wild-type  $F_1$  females were crossed singly to eosin ruby<sup>2</sup> singed males (Table 2).

If the singed locus were located to the left of cut, as expected, we should get scute echinus and eosin ruby<sup>2</sup> singed cut males as the result of the crossing-over between these two loci. However, this was not the case. The male classes resulting from crossing-over between cut and singed were scute echinus cut singed and eosin ruby<sup>2</sup>, thus



demonstrating that the singed gene is located to the right and not to the left of cut. There were obtained 32 recombinations of cut and singed out of 3254 males, which places singed 0.9 unit to the right of cut.

For the final location of singed an experiment was started in which the linkage relations of singed to cut and to lozenge could be obtained. Lozenge eye was at that time supposed to be the locus closest to cut on the right. It has later been found that tan (*t*; body color; at 27.5) is located very slightly nearer to cut. Scute echinus cut singed males from the experiment just presented were crossed to buff lozenge females from stock (*buff*, *w<sup>bf</sup>*, eye color, at 1.5). The *F*<sub>1</sub> wild-type females were crossed singly to buff lozenge males (Table 3).

Table 3. *P*<sub>1</sub>, buff lozenge ♀♀ × scute echinus cut singed ♂♂; B. C.,

*F*<sub>1</sub> wild-type  $\frac{sc}{w^{bf}} \frac{[ec]}{lz} \frac{ct}{sn} \frac{sn}{lz} \text{♀} \times \text{buff lozenge } \text{♂♂}$ .

July 7, 1919	♀ ♀	♂♂											
		0		1		2		3		4		2,4	
		sc	w <sup>bf</sup>	sc	ct	sc	w <sup>bf</sup>	sc	w <sup>bf</sup>	sc	w <sup>bf</sup>	sc	w <sup>bf</sup>
		ct	lz	w <sup>bf</sup>	sn	ct	sn	ct	sn	ct	sn	ct	sn
		sn	lz	lz	sn	lz	sn	lz	sn	lz	sn	lz	lz
1532	148	32	70	—	1	9	10	—	—	2	3	1	—
1533	122	31	62	1	2	11	6	1	—	—	2	—	1
1534	139	47	55	2	—	16	22	2	1	4	4	—	—
1535	158	60	64	1	1	15	11	—	—	2	5	—	1
1536	149	60	74	1	—	8	16	2	1	4	3	—	—
1537	213	61	68	2	—	17	27	1	1	2	10	—	1
1538	157	51	55	2	1	25	6	—	—	—	3	—	—
1539	111	30	41	—	2	14	10	—	—	2	3	—	—
1540	139	50	60	—	—	13	9	—	—	1	3	—	—
1541	190	55	64	2	2	11	17	2	—	2	6	1	—
Total	1526	477	613	11	9	139	134	8	3	19	42	2	3

Out of a total of 1460 males 11 were recombinations of cut and singed, and 65 of singed and lozenge. This gives a distance of 0.8 and 4.4 units between cut and singed and singed and lozenge respectively. In the classifications the echinus character was disregarded since this eye alteration can not be detected in flies which are at the same time lozenge.



When the data from Table 2 and 3 are taken together we get 43 recombinations of cut and singed in a total of 4714 males. This gives a distance of 0.9 units. The cut gene is located at 20.0, so the singed locus is at 20.9.

### **The combined action of singed and forked.**

The fact that singed, like the sex-linked mutant character forked, caused a very marked alteration of the bristles made it desirable to determine whether a simultaneous action of these two genes in double recessive singed forked flies would give a more extreme alteration of the macrochaetae.

Singed males were crossed to inflated forked Bar females (inflated, in, wing, around 54; Bar, B, eye, at 57.0), and the F<sub>1</sub> Bar daughters, were crossed to inflated forked Bar males (906, Dec. 11, 1918). The singed inflated Bar males resulting from this cross are known to be forked also, since the locus of forked (at 56.6) is between those of inflated and Bar and this distance is so short that double crossing-over is excluded.

Contrary to what might have been expected, it was found that these double recessive singed forked males looked entirely like ordinary singed individuals. The forked character had no detectable modifying effect upon the action of the singed gene.

### **The reappearance of the singed character as a result of a new mutation, singed<sup>2</sup>.**

In a back-cross of a Notch 8 female heterozygous for broad echinus and ruby (broad, br, wing, at 0.6) to broad echinus ruby males a single broad echinus ruby male occurred which was also singed (1778, Nov. 5, 1919). The culture gave 220 females and 102 males. Of the latter 99 were broad echinus ruby, 1 echinus ruby and 2 broad echinus. The 2 : 1 sex ratio is due to the lethal action of the Notch 8 mutation, this mutation being a deficiency involving most of the section between broad and echinus (Mohr '19).

The singed character of the single male looked entirely like ordinary singed. In order to test whether this character represented a reappearance of the singed gene or an allelomorph thereof, the male was crossed to females from an unrelated stock, and his daughters, heterozygous for "singed<sup>2</sup>" were tested by males from the old singed stock (1855, Dec. 2, 1919). Half of the daughters of the females tested

were singed, thus proving that *singed*<sup>2</sup> was identical with or allelomorphous to *singed*.

*Singed* had never been used in combination with the genes mentioned, so the possibility of contamination is excluded. If the paternal X-chromosome of the mother had carried the *singed* gene as a result of contamination in her ancestry, then the large majority of her broad echinus ruby sons should have been *singed*. And if her maternal X-chromosome had contained the *singed* gene, her two broad echinus sons should have been *singed*, since they are due to crossing-over between echinus and ruby.

The fact that only a single *singed*<sup>2</sup> male occurred proves that the mutation occurred in the mother at, or not more than a very few cell generations before the maturation of the egg, or even later after the egg was formed.

*Singed*<sup>2</sup> females were tested in several mass cultures by males from different stocks. Like ordinary *singed* females they proved to be entirely sterile. Unfortunately the egg alteration caused by the *singed* mutation was not discovered until after the *singed*<sup>2</sup> stock had been discarded, so the eggs of *singed*<sup>2</sup> females were not examined.

### Valuation of *singed*.

From the description of the *singed* character it will be understood that *singed* is very favorable for the purpose of classification, and since the alteration is visible in every part of the body it should be exceptionally useful for the study of gynandromorphs, even more useful than forked, which is also one of the best characters for this purpose. The general usefulness of *singed* is somewhat restricted by the fact that its locus is very close to that of *cut*, which is one of the best sex-linked characters for general work. In linkage work *cut* and *singed* are used as alternates; and the data obtained with *singed* are combined with those for *cut* by use of the known difference in distance. The *singed* flies are of fair viability; and the males have excellent fertility in striking contrast to the females, which are absolutely sterile.

### 3. Forked<sup>1</sup>.

The *singed* mutation was, when first observed, supposed to be allelomorphous to forked. The linkage tests proved that the new character was due to an independent sex-linked recessive gene; and it was

realized that singed possessed somatic peculiarities which made a separation from forked easy. Later on the converse situation was met with: a new sex-linked recessive occurred which looked so strikingly like singed that there seemed to be no doubt that the character was due to the reappearance of singed as the result of a new mutation. However, when tested, this new mutation proved to be a new allelomorph of forked.

#### **The origin of forked<sup>4</sup>.**

In selecting from the pure coral stock males to be used in a mating, it was observed (Jan. 20, 1921) that one out of the 30 males present had forked bristles (coral, eye color,  $w^{co}$  at 1.5, an allelomorph of white). The bristle character looked entirely like ordinary forked and in order to ascertain whether we were dealing with a recurrent mutation in the forked locus, the coral forked male was double mated to 2 Bar and to 2 eosin vermilion forked females from the corresponding pure stocks. The culture (2471, Jan. 31, 1921) gave in three days 7 Bar and 18 eosin-coral forked females; the fact that all the eosin-coral females were forked proved that the new character, forked 2, was identical with or allelomorphic to forked. Of the male offspring 7 were Bar and 11 eosin vermilion forked, while 12 which also were eosin vermilion showed a bristle and hair alteration which seemed in every respect closely similar to singed (Fig. 3).

It had been shown that double recessive singed forked flies are indistinguishable from ordinary singed, and it was accordingly assumed that one or both of the eosin vermilion forked mothers had in addition to these genes contained a singed gene in one of their X-chromosomes as a result of a reoccurrence of the singed mutation in their ancestry. The males which received this chromosome would be eosin singed vermilion forked, but somatically their hairs and bristles would be singed. Some of the exceptional males were therefore crossed to females heterozygous for singed, and it was expected that half of their daughters would be singed. However, all their daughters were wild-type, though the fact that half of their sons were singed proved that the females used had been of the desired constitution. This result demonstrated that the modification of the forked character in the exceptional males could not be due to the presence of singed or to an allelomorph of singed. This was confirmed through another test: eosin-coral forked females from 2471 had been back-crossed to their own fathers. In one

of the two mass cultures some of the females and males obtained showed the same modification of the forked character as that found in their fathers. One of these females was tested and proved to be of normal fertility in contrast to homozygous singed females which are completely sterile. — That she was homozygous for the gene which was responsible for the alteration of the forked character was clear, since all her sons were forked of the modified type.

The examination of the female offspring in the two mass cultures mentioned revealed a relation which so far had been overlooked. In one of them only ordinary forked sons were obtained, thus proving that the mothers had not been heterozygous for the new gene. Nevertheless all their daughters showed a much more extreme type of the forked character than did their forked brothers. Since ordinary forked shows no sex-limitation either the new mutation was allelomorphic to forked, or a dominant sex-linked specific modifier of the forked character.

Some of the original eosin vermillion modified-forked males had been crossed to wild females in order to secure a stock of the mutation. One of the heterozygous daughters was now outcrossed to singed males from stock (Table 4). As seen from the table all the forked sons were

Table 4. P<sub>1</sub>, wild-type ♀♀ × eosin vermillion forked<sup>4</sup> ♂♂;  
F<sub>1</sub> wild-type  $\frac{w^e \ v \ f^4}{\phantom{w^e \ v \ f^4}} \text{ } \text{♀} \times \text{singed } \text{♂} \text{♂}.$

Mar. 4, 1921	♀	♂♂							
		w <sup>e</sup> v f <sup>4</sup>	+	w <sup>e</sup>	v f <sup>4</sup>	w <sup>e</sup>	f <sup>4</sup>	w <sup>e</sup> f <sup>4</sup>	v
2559	130	24	26	16	14	13	7	9	6

of the modified-forked type, which was to be expected on the allelomorph explanation view. In order to exclude the possibility that a dominant modifier, very closely linked to forked, was responsible for the character change described, some additional linkage tests of the same type were carried out (Table 5). In all 541 forked individuals were examined and they were without exception of the modified type. If we were dealing with a dominant modifier we would expect to obtain some ordinary forked individuals as a result of crossing-over between this modifier and the forked gene. These tests, in connection with the fact that the new gene when combined with the old forked in the female gives a compound, prove conclusively that it is allelomorphic to forked. Later

Table 5.  $P_1$ , wild-type  $\text{♀} \times \text{♂}$  eosin vermilion forked<sup>4</sup>  $\text{♂} \times \text{♂}$ ; B. C.,  
 $F_1$  wild-type  $\frac{\text{we} \text{ v} \text{ f}^4}{\text{♀}} \times \text{eosin vermilion forked}^4 \text{ ♂}$ .

Mar. 31, 1921	we v f <sup>4</sup>	+	we	v f <sup>4</sup>	we v	f <sup>4</sup>	we f <sup>4</sup>	v
2585	65	62	44	34	15	25	16	8
2586	52	79	37	31	26	27	2	9
2587	46	47	36	36	11	16	8	5
2588	73	78	40	32	16	19	5	9
Total	236	266	157	133	68	87	31	31

in this paper is recorded another allelomorph of the same gene, Dr. Bridges has obtained still another (forked<sup>3</sup>). The one here described being number four in the series of forked allelomorphs was accordingly called forked<sup>4</sup>. In addition Bridges has found on two occasions forked characters not distinguishable somatically from the original type of forked and occupying the same locus.

#### Description of forked<sup>4</sup>.

A comparison of Fig. 1 with Fig. 3 demonstrates the striking resemblance between the forked<sup>4</sup> and the singed characters. As in singed individuals not only the bristles but also the small hairs all over the body are affected, in contrast to the condition in ordinary forked flies. The forked<sup>4</sup> bristles are curled in contrast to the ordinary forked ones which are crinkled, bent at sharp angles and frequently bifurcated.

Examination with higher magnification reveals very slight differences between the forked<sup>4</sup> and the singed character but they are not distinct enough so as to make possible a reliable separation between the two. The bristles are slightly thicker in forked<sup>4</sup> than in singed flies, small bifurcations of the bristles are somewhat more frequent in the former, and the alteration of the small hairs all over the body seems to be slightly less pronounced in forked<sup>4</sup> than in singed individuals. Thus, the two somewhat larger hairs on the marginal vein just before the apex of the first vein are often unaffected in forked<sup>4</sup> flies, while they are constantly affected in singed individuals.

However, these somatic differences are very minute, so the two characters furnish a very striking case of mimic mutations. In spite of the fact that each of the two genes, both sex-linked recessives, produces such a very particular alteration as the general hair and bristle



character described, it has been shown that they are nevertheless genetically unrelated. Not only they have different loci in the sex chromosome, but one of them causes a complete sex-limited sterility, while the other does not affect the fertility of the fly.

In order to study the effect of singed and forked<sup>+</sup> when combined in double recessive singed forked<sup>+</sup> flies, females which carried eosin singed in one X and vermilion

forked<sup>+</sup> in the other ( $\frac{w^e sn}{v f^+}$ )

were crossed singly to eosin vermilion forked males (2599, 2600; April 12, 1921). Forked males were used for the purpose of obtaining in the same experiment  $\frac{f}{f^+}$

females so that this compound could be compared with the singed, the forked<sup>+</sup> and the double recessive singed forked<sup>+</sup> character in flies which were derived from the same parents. All the latter classes occur among the males. Half of the original combination males will be eosin singed and the other half vermilion forked<sup>+</sup>. Of the eosin males a considerable percentage will be eosin singed forked<sup>+</sup> as a result of crossing-over between vermilion and forked<sup>+</sup>, and

the eosin vermilion males will be of the constitution eosin vermilion forked<sup>+</sup> resulting from crossing-over between eosin and singed or else eosin singed vermilion forked<sup>+</sup> from crossing-over between singed and vermilion.

In spite of careful examination it was found to be impossible to separate the singed forked<sup>+</sup> flies from pure singed or pure forked<sup>+</sup> respectively, the character being not exaggerated in double recessive singed forked<sup>+</sup> flies. With regard to the female  $f-f^+$  compound this was more like forked<sup>+</sup> than like ordinary forked, the hair and bristle alteration of the compound being not quite as marked as that of homozygous forked<sup>+</sup> individuals.

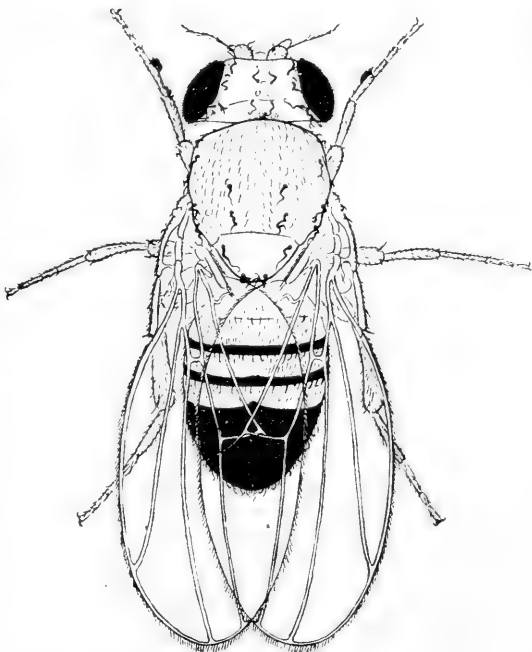


Fig. 3. Forked<sup>+</sup> male.

### Forked<sup>1</sup> a secondary mutation.

The fact that forked<sup>1</sup> is an allelomorph of ordinary forked attaches a special interest to the manner of occurrence of the mutation. The presence of eosin and vermilion in the original modified-forked males proves that the mutation which gave rise to the new character must have occurred in the eosin vermilion forked stock, i. e., in a fly which beforehand was homozygous for ordinary forked. This means that the new character is the result of a secondary mutation, being removed from normal by two independent mutational steps.

That the occurrence of a mutation in a special locus does not prevent the same locus from mutating once more, has been demonstrated in the case of white at which locus mutations appear to take place more often than at any other (see Morgan, Sturtevant, Muller and Bridges '15). On several occasions the eosin allelomorph of white has mutated to white and two of the latter cases were, as the one here recorded, checked by control characters. The secondary mutations from eosin to white are progressive, i. e. they represent a further departure from the wild type. They belong in other words to the same type as the one here recorded for the forked locus. The ultra-Bar mutation recorded by Zeleny ('19) represents another case of the same category.

The reverse step, a regressive mutation, i. e., a secondary mutation in the direction back towards normal seems to be less frequent. It is true that, as shown by May ('17), the dominant sex-linked character Bar quite often has been found to revert to normal, but the exceptional frequency of this particular change seems to indicate that special conditions are probably acting. Eosin, the gene which has mutated to white on several occasions, when first found by Dr. Morgan was the result of a regressive secondary mutation, since it arose in a white fly (Morgan and Bridges '16). In the discussion of one of the gynandromorphs recorded by Morgan and Bridges ('19) the possible occurrence of a regressive mutation from white to normal is offered as an alternative explanation. Similarly the exceptional eye color found in a gynandromorph (?) described in this paper (p. 21) may be explained as the result of a regressive mutation of ruby<sup>2</sup> to normal. But the latter cases are also open to other explanations so that none of them are as well established as the ones in which the change went in the opposite direction.

#### 4. Mutations and gynandromorphs observed during the experiments involving singed.

##### Hairy.

In the cross of an  $F_1$  female heterozygous for inflated forked Bar and for singed to inflated forked Bar males (Culture 906, see p. 10) it was observed that some of the females and males had small, irregularly distributed hairs on the scutellum and on the head (Dec. 11, 1918).

Since the character had appeared in females as well as males a stock was established by mating them together. The new character, which bred true, was called "hairy".

Hairy did not show any linkage to the sex-linked genes present in the cross from which the hairy flies were derived. The inflated forked Bar stock bottle was examined and in the next generation was found to contain some hairy individuals, thus indicating that the new character was due to an autosomal recessive gene which had arisen in this stock and for which the female and one or more of the males used in Culture 906 had been heterozygous.

Hairy flies are characterized by numerous small, irregularly distributed hairs in places which are entirely hairless in the wild fly. These hairs are especially conspicuous on the scutellum and the head. Very useful in classification is a constant group of extra hairs somewhat dorsal to the two sternopleural bristles. A peculiar feature is also the presence of small hairs scattered along the veins of the wings, both on the dorsal and on the ventral surface. Extra scutellar bristles are common, the anterior scutellars being especially frequently duplicated on one or on both sides.

In order to determine to which autosome the hairy gene belonged hairy females were crossed to males carrying the dominant characters Star and Dichæte, Star being in the second chromosome at 0.0 and Dichæte in the third at 38.5.

Star Dichæte  $F_1$  females were back-crossed singly to hairy males (Table 6).

The result of this back-cross proves that hairy segregates freely from the second-chromosome character Star and gives 14.9% of crossing-over with Dichæte. The hairy gene is accordingly located in the third chromosome around 15 units to the left or to the right of Dichæte. Dr. Bridges who has used the character extensively in experimental

Table 6. P<sub>1</sub>, hairy ♀♀ × Star Dichæte ♂♂; B. C.,  
F<sub>1</sub> Star Dichæte ♀ × hairy ♂♂.

Mar. 25, 1919	non-crossovers				crossovers			
	h	Sh	D	SD	+	S	hD	ShD
1667	40	34	38	44	5	6	5	3
1669	14	12	30	27	4	6	3	5
1670	25	28	54	45	5	7	9	15
1671	54	56	64	50	8	8	11	8
Total	133	130	186	166	22	27	28	31

work informs me that he has found the first alternative to be the correct one. According to his data the hairy locus is at 25.8 or half a unit to the right of sepia.

Hairy is one of the most striking examples of the comparatively rare mutations representing an actual addition to the original structure of the species. It should be mentioned that, according to Dr. Sturtevant ('21), the presence of mall hairs on the scutellum is typical of the genus *Curtonotum*. This alteration thus represents one of the specific cases of parallelism between mutant characters and characters of wild species.

Hairy flies are of excellent viability and can be separated with perfect accuracy and ease from the wild type. In one respect the character is also exceptionally favorable: it does not interfere with any other known mutant character in *Drosophila*.

### Forked<sup>2</sup>.

In making up the selected singed stock, it was observed (May 7, 1919) that one of the not singed males showed a slight alteration of the posterior scutellar bristles. They were bent at sharp angles near the end, and one of them showed in addition a bifurcation. The affected bristles were slender and tapered like the rest of the macrochaetae.

It was suspected that the bristle alteration might be due to a gene which was allelomorphic to forked; and the male was therefore crossed to females homozygous for the sex-linked dominant Bar, the locus of which is very close to that of forked. One of the F<sub>1</sub> daughters was back-crossed to her own father, while another was crossed to Bar males (Table 7).

Table 7. P<sub>1</sub>, Forked<sup>2</sup> male ex singed stock × Bar ♀♀; B. C.  
F<sub>1</sub> Bar ♀ × forked<sup>2</sup> ♂♂ (1994) and × Bar ♂♂ (1993).

May 25, 1919	♀♀				♂♂			
	f <sup>2</sup>	B	f <sup>2</sup> B	—	f <sup>2</sup>	B	f <sup>2</sup> B	—
1993	—	151	—	—	82	85	—	1
1994	38	21	—	—	35	22	—	2

The new character was thus found to be due to a sex-linked recessive gene which is closely linked to Bar. It was also found that the character is sex-limited to some extent, being generally more pronounced in females than in males. In the males the character shows a fairly wide range of variability: In some cases it is well pronounced and affects most of the bristles of the thorax; in other cases the alteration is restricted to a few or even a single bristle which is bent at sharp angle or bifurcated. It is therefore possible that the three males classified as wild-type crossovers in table 5 were genetically forked<sup>2</sup>. In distinction from the ordinary forked character the bristles are long and fairly gradually tapered, though often somewhat thicker than those of wild-type flies. The typically crinkled aspect of forked bristles is not found, and the bristles of the head are rarely affected (Fig. 4).



Fig. 4. Forked<sup>2</sup> male.

That the new gene is allelomorph to forked was finally proven by crossing forked<sup>2</sup> males to forked females from stock. All the daughters were forked. The new mutation being the first recorded allelomorph of forked was called forked<sup>2</sup>.

In somatic character the f—f<sup>2</sup> compound can hardly be separated from ordinary forked. The allelomorph which in homozygous condition causes the most extreme somatic alteration has also the strongest effect in determining the somatic appearance of the compound. This is the same result as the one obtained in the f—f<sup>4</sup> compound.

**Gynandromorph 1819.**

A gynandromorph arose in Culture 1819, which was a back-cross of an F<sub>1</sub> Notch 8 female heterozygous for ruby<sup>2</sup> and singed to ruby<sup>2</sup> singed males (Nov. 15, 1919).

Most of the individual, including the head, the larger part of the thorax, the legs, the left wing and the left half of the abdomen was female and not singed. The eye-colour was red. Both fore-legs were without sex combs. Typical delta-like fields at the marginal insertion of the veins of the left wing indicated that this wing was Notch 8, though notches were not present. That the female parts were Notch 8 was also evident from the fact that the small hairs on the female parts of the thorax showed the irregular distribution found in Notch 8 individuals.

The right part of the dorsal side of the thorax and the right half of the abdomen was male and typically singed. Of the bristles the right scutellars, dorsocentrals, postalars, presuturals, humerals and supraalars were all singed. The rest of the bristles, including the right notopleurals and sternopleurals, were wild-type<sup>1</sup>).

The abdomen was slightly abnormal, the two anterior abdominal bands having failed to fuse in the mid-dorsal region. While the distribution of male and female parts on the dorsal side was strictly bilateral, the female part exceeded somewhat the mid-ventral line. This was shown by the fact that the small hairs on the ventral plates were wild-type except in a narrow strip along the right margin of the anterior plates, where they were singed. The external genitalia were male and singed, but slightly deformed.

The right wing was smaller than the left, but the difference in size was not as pronounced as is generally the case in bilateral gynandromorphs. The longitudinal veins and the wing showed no indications of the Notch 8 character. Hence it may be inferred that most of the wing was male and singed. This assumption was also strengthened by the fact that the small hairs at the end of the wing seemed slightly curled, though it should be remembered that the singed character in ordinary singed individuals does not give any clear manifestation in this part of the wing. The two somewhat larger hairs at the distal end of the first section of the costal vein were not singed in the right wing of the gynandromorph. This must mean that the anterior margin of the right wing was female and Notch 8.

This composition of the wing of a female part along the anterior margin and a larger male part would account for the fact that the

<sup>1</sup>) The identification of the bristles was kindly checked by Dr. Sturtevant.



wing, though not as large as the left one, was strikingly larger than the male wing of ordinary bilateral gynandromorphs. This distribution of male and female parts in the wing also conforms with the corresponding distribution of singed and not singed bristles on the neighbouring right side of the thorax.

The gynandromorph is explained on the elimination theory (Morgan and Bridges, '19). An egg bearing the Notch 8 chromosome was fertilized by the X sperm carrying the ruby<sup>2</sup> singed genes. Elimination of the maternal Notch 8 X occurred very early in development, leaving the paternal ruby<sup>2</sup> singed X to determine the character of the male parts.

female parts		male parts	
N 8	_____ X		
rb <sup>2</sup> sn	_____ X	_____ rb <sup>2</sup> sn	X.

### Gynandromorph (?) 1365.

In Culture 1365 (Table 2), a back-cross of a wild-type female carrying eosin ruby<sup>2</sup> singed in one of her X-chromosomes and scute echinus cut in the other, to eosin ruby<sup>2</sup> singed males, a male occurred, the left eye of which was eosin ruby<sup>2</sup> while the color of the right eye was a typical male eosin and not ruby<sup>2</sup> (May 31, 1919). The individual was in addition cut. No difference could be observed with regard to the size of the eyes.

This exceptional individual can not be accounted for on basis of the elimination hypothesis. The simplest explanation is that of a secondary somatic mutation — that the ruby<sup>2</sup> gene of the cell that gave rise to the right eye reverted to not-ruby<sup>2</sup>. On the hypothesis of a binucleated egg (Morgan and Bridges '19), one nucleus after reduction contained an eosin ruby<sup>2</sup> cut X, due to a crossing-over between ruby<sup>2</sup> and cut, the other an eosin cut X resulting from a crossing-over between echinus and ruby<sup>2</sup>. Each of the nuclei was fertilized by a Y sperm.

left side			right side		
w <sup>e</sup>	rb <sup>2</sup>	ct	w <sup>e</sup>	ct	X
					Y.

## Literature cited.

- Bridges, C. B., 1919, The developmental stages at which mutations occur in the germ tract. *Proc. Soc. Exp. Biol. Med.* XVII, 1—2.
- Lynch, C. L., 1919, An analysis of certain cases of intra-specific sterility. *Genetics* 4, 501—533.
- May, H. G., 1917, The appearance of reverse mutations in the bar-eyed race of *Drosophila* under experimental control. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 3, 544—545.
- Mohr, O. L., 1919, Character changes caused by mutation of an entire region of a chromosome in *Drosophila*. *Genetics* 3, 275—282.
- Morgan, T. H. and Bridges, C. B., 1916, Sex-linked inheritance in *Drosophila*. Carnegie Inst. Wash. Pub. No. 237, 1—87.
- 1919, The origin of gynandromorphs. Carnegie Inst. Wash. Pub. No. 278, 1—122.
- Sturtevant, A. H., Muller, H. J. and Bridges, C. B., 1915, The mechanism of Mendelian heredity. 1—262. New York.
- Sturtevant, A. H., 1921, The North American species of *Drosophila*. Carnegie Inst. Wash. Pub. No. 351, 1—150.
- Zeleny, C., 1919, A change in the bar gene of *Drosophila* involving further decrease in facet number and increase in dominance. *Journ. Gen. Physiol.*, 2, 69—71.

# Über die Vererbung des Samengewichtes bei Bastardierung verschiedener Rassen von *Phaseolus vulgaris*.

Von E. Tschermak, Wien.

(Eingegangen am 20. Juli 1921).

## I. Vorbemerkungen über die Vererbungsweise von Samenmerkmalen.

Bezüglich der Vererbungsweise von Merkmalen der Samen bestehen zwei Möglichkeiten, soweit nicht die rein mütterlichen Samenhüllen, sondern Befruchtungserzeugnisse d. h. der Embryo und sein Speichergewebe oder das echte Endosperm in Betracht kommen. Entweder verhalten sich die Samenmerkmale — wie Pigmentierung oder chemische Beschaffenheit des Embryos, des Speichergewebes oder des Endosperms, Samenform oder Quantitätsmerkmale (Dimensionen, Gewicht) — ganz selbständig als genotypisch bedingte Eigenschaften eines gesonderten Organismus, der mit der Mutterpflanze nur in Symbiose steht. Oder die Entfaltung der Samenmerkmale wird vom Mutterorganismus mitbestimmt, steht in korrelativer Abhängigkeit von diesem, so daß sich der Samen verhält, als ob er einfach ein Teil des Mutterorganismus wäre. Selbständige oder korrelativ-abhängige Stellung und Differenzierung der Samen?, lautet die grundsätzliche Alternative.

Eine selbständige Differenzierung des Samens wird sich bei Bastardierung samenverschiedener Rassen in der Vererbungsweise verhalten, indem die Samenmerkmale selbständig mendeln, d. h. die Kreuzungssamen der I. Samengeneration ( $SG_1$ ) verhalten sich so, wie sich eine  $F_1$ -Generation bezüglich der verschiedenen somatischen Merkmale verhält. Es besteht also (im typischen Falle) Uniformität der  $SG_1$ -Samen.

Je nach Geltung des Pisum- oder Zeatypus der äußerlichen, phänotypischen Vererbungsweise weisen die Samen entweder die Farbe oder Form oder Größe des dominantmerkmaligen Elters auf, gleichgültig ob dieser die Eizelle oder die Pollenzelle geliefert hat, oder die Samen nehmen eine gewisse Mittelstellung ein. Hingegen tragen die Fruchtstände der  $F_1$ -Bastarde  $SG_{II}$ -Samen von ungleichem Erbwerte, welcher sich (im typischen Falle) schon äußerlich durch Spaltung verrät d. h. durch das Auftreten verschieden gefärbter, geformter oder dimensionierter Samen an derselben Pflanze, ja selbst im gleichen Fruchtstande. Individuelle Phänovariation oder Modifikation der einzelnen Samen kann die Grenzen der Typen einer solchen Spaltung verschwimmen lassen; das Prüfen und Verschiedenbefinden des Erbwertes der einzelnen  $SG_{II}$ -Samen in  $F_2$  bzw.  $SG_{III}$  gestattet jedoch den Spaltungscharakter sicherzustellen.

Umgekehrt ist bei korrelativ-abhängiger Differenzierung des Samens keine Änderung der Sameneigenschaften an den Kreuzungsprodukten ( $SG_I$ ) zu erwarten: dieselben gleichen den reinzüchtigen Samen vollkommen, und zwar auch dann, wenn sich weiterhin die Vaterform als dominantmerkmalig erweist. Die  $F_1$ -Bastarde tragen  $SG_{II}$ -Samen, welche wohl durch individuelle Phänovariation verschieden modifiziert erscheinen, sich jedoch genotypisch gleichwertig erweisen. Erst an den  $F_2$ -Bastarden tritt in der dritten Samengeneration ( $SG_{III}$ ) Spaltung zu Tage und zwar erweisen sich immer wieder die Samen einer und derselben Pflanze als nur phänotypisch, nicht aber zugleich als genotypisch verschieden. Nur können verschiedene Bastarddeszendenten auch in Samenmerkmalen verschieden sein. Man kann sagen: bei korrelativ-abhängigem Verhalten der Samenmerkmale spalten die Samen nur mit den ganzen Pflanzen, nicht innerhalb einer und derselben Pflanze. Vergleichen wir diesen Fall mit dem erstbehandelten, so erscheint die Spaltung um eine Samengeneration hinausgeschoben und nach Pflanzenindividuen, nicht nach Samenindividuen erfolgend. Dieses Verhalten sei durch tabellarische Gegenüberstellung der Vererbungsweise bei selbständiger und bei korrelativ-abhängiger Differenzierung der Samen illustriert<sup>1)</sup> (vergl. Tabelle I).

Im ersteren Falle tritt, wenn die Samenmerkmale der Vaterform äußerlich dominant oder gleichwertig sind gegenüber jenen der Mutterform, deutlich oder minder deutlich eine sogenannte direkte Wirkung des Pollens auf die Beschaffenheit der Kreuzungsprodukte ( $SG_I$ ) hervor.

<sup>1)</sup> Vergl. auch meine Ausführungen im Handbuch der Pflanzenzüchtung, herausgegeben von C. Fruwirth, 4. Bd. 3 A. Berlin 1919, S. 87, Anm. 1.

Tabelle I.

<p>A.</p> <p>Vererbungsweise bei . . . selbständiger Stellung und Differenzierung des Samens</p> <p><math>P_I \quad \ominus</math>                      <math>P_{II}</math></p>	<p>B.</p> <p>Vererbungsweise bei korrelativ-abhängiger Stellung und Differenzierung des Samens</p> <p><math>P_I \quad \ominus</math>                      <math>P_{II} \quad \oslash</math></p>
<p>SG<sub>I</sub>    a) wie <math>P_{II}</math> (bei <math>P_{II} &gt; P_I</math>)           b) oder wie <math>P_{II} \rightarrow P_I</math> (bei <math>P_{II} = P_I</math>)           c) oder wie <math>P_I</math> (bei <math>P_{II} &lt; P_I</math>)           „Xenien“ im Falle a) und b)</p>	<p>SG<sub>I</sub> wie <math>P_I</math> (gleichgültig           ob <math>P_I &gt; P_{II}</math>                  <math>&lt; P_{II}</math>)</p>
<p>F<sub>1</sub> in somatischen Merkmalen Monotypie oder Uniformität</p>	<p>F<sub>1</sub> in somatischen Merkmalen Monotypie</p>
<p>SG<sub>II</sub> Spaltung der Samenmerkmale nach Samenindividuen:</p> <p style="text-align: center;">oder</p> <div style="display: flex; justify-content: space-around; align-items: center;"> <div style="text-align: center;">↙ wie <math>P_{II}</math></div> <div style="text-align: center;">↓ wie <math>P_I</math></div> <div style="text-align: center;">↘ wie <math>P_{II} \rightarrow P_I</math></div> </div>	<p>SG<sub>II</sub> Monotypie der Samen wie <math>P_I</math></p>
<p>F<sub>2</sub> in somatischen Merkmalen Spaltung nach Pflanzenindividuen</p>	<p>F<sub>2</sub> in somatischen Merkmalen Spaltung nach Pflanzen- individuen</p>
<p>SG<sub>III</sub>    aus                      und aus                      oder aus</p> <p>SG<sub>II</sub> wie <math>P_{II}</math>    SG<sub>II</sub> wie <math>P_I</math>    SG<sub>II</sub> wie <math>P_{II} \rightarrow P_I</math></p> <p>teils konstant,    konstant,    Mittelstufen</p> <p>teils spaltend,    wenn    teils spaltend,</p> <p>wenn <math>P_{II} &gt; P_I</math>    <math>P_{II} &gt; P_I</math>    teils konstant;</p> <p style="text-align: center;">Extremstufen in Minderzahl, durch- wegs oder teilweise konstant.</p>	<p>SG<sub>III</sub> parallel mit F<sub>2</sub> Spaltung der Samenmerkmale nach Pflanzenindi- viduen.</p>

Man spricht dann bekanntlich von „Samenxenien“<sup>1)</sup> und zwar von Xenien des Embryos oder seines Speichergewebes oder von Xenien des

<sup>1)</sup> Die Frage nach dem Vorkommen eigentlicher oder echter Xenien d. h. patro-  
kliner oder korrespondierender Abänderungen des Mutterindividuums durch Einwirkung  
fremden Pollens bzw. durch Bastardierung bleibt hier außer Betracht. Vergl. meine  
bezüglichen Ausführungen: Ber. d. D. Bot. Ges. Bd. 18., 1900, S. 233; Bd. 19, 1901,  
S. 41, Aum. 1; Bd. 20, 1902, S. 7 und a. a. O. 1919, S. 87.

wahren Endosperms. Doch kann, wie nachdrücklich bemerkt sei, eine Vererbungsweise ersterer Art mit Spaltung nach Samenindividuen in  $SG_{II}$  auch eintreten, ohne daß sogenannte Xenien in  $SG_I$  merklich waren; es verhalten sich dann eben die Samenmerkmale der Mutterform dominant gegenüber jenen der Vaterform ( $P_I \text{♀} \times P_{II} \text{♂}$ ) — als Beispiel seien die Bastardierungsfälle gelb  $\text{♀} \times$  grün  $\text{♂}$ , rund  $\text{♀} \times$  runzelig  $\text{♂}$  an Erbse erwähnt.

## II. Übersicht bisheriger Beobachtungsdaten.

Einzelfälle von Samenxenien (in  $SG_I$ ) oder von Vorkommen verschiedenartig erscheinender Samen in einem Fruchtstande wurden seit alters her als Ausnahmen oder relative Raritäten verzeichnet; am längsten mögen sie am Mais bekannt sein. Gesetzmäßig hat bekanntlich erst G. Mendel Samenxenien sowie Mischsamigkeit an Farbe und Form bzw. Chemismus des Speichergewebes bei Erbsen festgestellt — und zwar Xenien in  $SG_I$  und Mischsamigkeit ab  $SG_{II}$  nach der Bastardierung grün  $\text{♀} \times$  gelb  $\text{♂}$  oder runzelig (Zuckererbse)  $\text{♀} \times$  glatt  $\text{♂}$ , bloße Mischsamigkeit bei reziproker Bastardierung. Gerade in den Beobachtungen betreffs Farb xenien und Farb-Mischsamigkeit an Erbsen hatte G. Mendel einen Vorgänger in John Goss<sup>1)</sup>. In selbständigen Versuchen bin ich, zunächst ohne Kenntnis der Vorarbeiten, zu denselben Ergebnissen wie G. Mendel gelangt (zuerst mitgeteilt 1900). An Bohnen konnte ich<sup>2)</sup> bezüglich Farbe des Speichergewebes (gelb  $\times$  grün) analoges feststellen wie bei Erbse.

Ferner sei der exakte Nachweis von Xenien und Mischsamigkeit betreffs Farbe und Form des Endosperms bei Zea Mays durch Correns<sup>3)</sup> erwähnt. Farb xenien wurden ferner beobachtet an Levkojensamen (Correns, E. v. Tschermak) sowie an Roggen (Giltay<sup>4)</sup>, E. v. Tschermak<sup>5)</sup>, Rümker<sup>6)</sup>), während die Kornform abhängige Vererbungs-

<sup>1)</sup> J. Goss, Transact. of the Horticult. Society of London 1824, Vol. V, S. 234—236 — betrifft Mischsamigkeit bei Erbsenbastarden vergl. auch A. Leton, ibid. S. 236—257 und Th. And. Knight, ibid. S. 377—380.

<sup>2)</sup> C. Correns, Ber. d. Dtsch. bot. Ges. 17, S. 410, 1899; Bibl. botanica. Heft 53, 1901.

<sup>3)</sup> E. v. Tschermak, Zeitschr. f. d. landw. Versuchsw. 1904, H. 1, spez. S. 50; Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung, 7, S. 57, 1919.

<sup>4)</sup> Giltay, Jahrb. f. wiss. Bot. 25. Bd., Nr. 3, S. 489, 1905 und Landw. Jahrb. 1905.

<sup>5)</sup> E. v. Tschermak, (betr. Levkojen) Zeitschr. f. d. landw. Versuchsw. 1904, H. 1, spez. S. 24; (betr. Roggen) Zeitschr. f. d. landw. Versuchsw. 1906, H. 6.

<sup>6)</sup> v. Rümker, Mitt. des landw. Inst. Breslau 1909; Beiträge H. 3, 1913.



weise nach Pflanzenindividuen erkennen läßt<sup>1)</sup>. Analoger Weise zeigt Gerste nach Bastardierung von Weißendosperm  $\times$  Graueendosperm Mischsamigkeit in den Fruchtständen der  $F_1$ -Pflanzen; die Nachkommenschaft der weißendospermigen Samen ist bereits völlig konstant (E. v. Tschermak).

Im Gegensatz zum selbständigen Verhalten von Runzel(Zucker)-form der Samen bei Bastardierung verschiedener Rassen von *Pisum sativum* ergab sich für die Runzel(Quadratum)form bei *P. arvense* bei Bastardierung mit glattsamigem *P. sativum* Abhängigkeit, so daß ich von einer Korrelation zwischen dem vegetativen Merkmal „Rotblüte“ und dem sexuellen Merkmal „Runzelsamigkeit“ sprach<sup>2)</sup>.

Bei systematischer Bastardierung von Leinrassen mit verschiedener Samenlänge konnte T. Tammes<sup>3)</sup> in sehr exakten und mühevollen Untersuchungen ein korrelativ-abhängiges Verhalten der Samenlänge feststellen. Es bestehen keine  $SG_I$ -Xenien, monotype Mittelstellung von  $SG_{II}$  an den  $F_1$ -Pflanzen, vielstufige, z. T. konstante Zwischentypen liefernde Spaltung von  $SG_{III}$  nach Pflanzenindividuen der  $F_2$ -Generationen — kurz ein Verhalten des Merkmales Samenlänge, als ob dasselbe einfach ein somatisches Merkmal des jeweiligen Mutterindividuums — wie die Länge oder Breite des Blumenblattes — wäre<sup>4)</sup>. Der Unterschied an Samen-

<sup>1)</sup> Vergl. E. v. Tschermak, Handbuch der Pflanzenzüchtung, herausgegeben von C. Fruwirth, 4. Bd., 3. A., S. 87 und 257, Berlin 1919.

<sup>2)</sup> E. v. Tschermak, Über die gesetzmäßige Gestaltung der Mischlinge. Zeitschr. f. d. landw. Versuchswesen, S. 1—80. 1902, spez. S. 27 ff.; Ber. d. Dtsch. bot. Ges., Bd. 20, S. 17, 1902. Speziell tritt diese Verkoppelung hervor an Bastarden aus rosablühenden, glattsamigen *Arvense*-Rassen mit weißblühendem, glattsamigem *Pisum sativum*: an den Samen ( $SG_{II}$ ) der rotblühenden  $F_1$ -Individuen, ebenso an den weiteren rotblühenden Nachkommen trat die „atavistische“ Runzelform des typischen rotblühenden *P. arvense* hervor.

<sup>3)</sup> T. Tammes, Das Verhalten fluktuierend variierender Merkmale bei der Bastardierung. Rec. des Trav. bot. néerl. Vol. VIII, Livr. 3, p. 201, 1911.

<sup>4)</sup> Zwischen den Faktorengruppen für Länge und Breite des Samens und für Länge, Breite und Farbe des Blumenblattes ergab sich übrigens eine unvollkommene genetische Korrelation, während sich die Faktoren für dasselbe Merkmal als vollkommen unabhängig voneinander erwiesen (T. Tammes, Einige Korrelationserscheinungen bei Bastarden. Rec. des Trav. bot. néerl. Vol. X, Livr. 1, p. 69, 1913). Ferner ergab sich eine Beziehung der durch zwei oder drei Faktoren bedingten Blütenfarbe von Leinsamen nicht bloß mit der Kräuselung oder Glätte der Blumenblätter und der Farbe der Staubbeutel, sondern auch mit der Anzahl der Samen pro Frucht und ihrer Keimfähigkeit (T. Tammes, Die genotypische Zusammensetzung einiger Varietäten derselben Art und ihr genetischer Zusammenhang. Rec. des Trav. bot. néerl. Vol. XII, Livr. 3, p. 217, 1915 — vergl. auch ibid. Vol. XIII, Livr. 1, p. 44, 1916).

länge ergab sich als plurifaktoriell bedingt und zwar als faktorenreicher wie der gleichzeitig analysierte Unterschied an Länge oder Breite des Blumenblattes, wobei allerdings schon die Kombination einer beschränkten Anzahl von Erbeinheiten zu einer größeren Mehrzahl von Abstufungen führt.

Endlich hat Goodspeed<sup>1)</sup> für *Nicotiana*-Bastardierungen Xenien bezüglich der Samengröße angegeben.

Jedenfalls galten und gelten unter den praktischen Züchtern Xenien, also Fälle von selbständigem Verhalten der Samenmerkmale als relativ seltene Ausnahmen, so daß man geneigt sein könnte, diese Vererbungsweise für die kompliziertere zu halten, — hingegen Fälle von abhängiger Vererbungsweise als das Gewöhnliche, also das anscheinend Einfachere.

Bei dieser Sachlage erscheinen neue systematische Experimentalbeobachtungen über die Vererbungsweise der Samenmerkmale, speziell der Dimensionsmerkmale, geboten, um womöglich Rassenkombinationen zu ermitteln, in denen der Fall der Selbständigkeit, und solche, in denen der Fall der Abhängigkeit verwirklicht ist, um durch deren Vergleich Aufschlüsse über die Art dieser Abhängigkeitsbeziehung zu gewinnen.

### III. Eigene Beobachtungen.

Während sich in meinen Bastardierungsstudien an Rassen von *Pisum sativum* in Bestätigung von G. Mendels Ergebnissen volle Selbständigkeit der Samenmerkmale: Farbe und Form des Speichergewebes ergeben hatte, war keine Andeutung von Xenien bezüglich der Dimensionsmerkmale der Samen zu finden. Auch bei Bastardierung von Erbsenrassen u. zw. von relativ großsamigen *Sativum*-Rassen und relativ kleinsamigen *Arvense*-Rassen war weder eine Änderung der Samengröße an den Kreuzungsprodukten ( $SG_I$ ) noch wahre Mischung großer und kleiner Samen in einem und demselben Fruchtstande zu beobachten. Abänderungen traten erst an den Samen der  $F_2$ -Pflanzen, also in  $SG_{II}$  hervor, und betrafen immer ganze Einzelpflanzen in der Gesamtheit ihres Samenertrages. So ergab (a. a. O. 1902, S. 18 ff) die Bastardierung *Pisum sativum* (Viktoria) mit verschiedenen *Arvense*-Sorten folgende Mittelwerte aus je einer größeren Samenzahl. (Aus meinem sehr großen Versuchsmaterial, welches auch umfangreiche Wägungstabellen umfaßt, seien nur folgende Daten wiedergegeben.)

<sup>1)</sup> Th. Goodspeed, Univ. Calif. publ. Botany, Vol. 5, p. 87, 1919.

Tabelle II.

	Mutterrasse	Werte von	Vaterrasse	Werte von	SG <sub>I</sub>	SG <sub>II</sub> der F <sub>1</sub> -
		Länge: Breite		Länge: Breite		Bastarde
		cm		cm	Länge: Breite	Länge: Breite
					cm	cm
1	Viktoria	1,0 : 0,85	Arvense Nr. VI	0,5 : 0,6	wie ♀	0,85 : 0,65
2	Arvense Nr. VI	0,5 : 0,6	Viktoria	1,0 : 0,85	" "	0,81 : 0,65
3	Viktoria	1,0 : 0,85	Arvense VII	0,88 : 0,83	" "	1 : 0,70
4	kleinkörnige P. Sativum- rasse	0,63 : 0,61	Arvense VIII	0,71 : 0,64	" "	0,71 : 0,66
5	Viktoria mit dunkelviolettem Nabel	1,0 : 0,75	Arvense eng- lische Sorte	0,59 : 0,56	" "	0,9 : 0,7
6	Viktoria mit dunkelviolettem Nabel	1,0 : 0,75	Arvense X	0,9 : 0,71	" "	0,99 : 0,76
7	Viktoria mit dunkelviolettem Nabel	1,0 : 0,75	Arvense IX	0,69 : 0,65	" "	0,85 : 0,70
8	Arvense VI	0,5 : 0,6	Arvense IX	0,69 : 0,65	" "	0,7 : 0,66

Beim Nachbau dieser Bastarde resultierten von F<sub>2</sub> ab Deszendenten mit typisch verschiedener Samengröße. Niemals wurden Individuen mit demselben Durchschnittsgewicht der Samen wie die großsamige Vater-rasse erhalten.

Bei Erbsenbastardierungen habe ich sonach bezüglich der Dimen-sionsmerkmale der Samen keinen Fall von selbständiger Vererbungs-weise, sondern nur durchwegs Abhängigkeit gefunden.

Im Gegensatz zu diesen Ergebnissen meiner Erbsenbastardierungen konnte ich schon bei manchen älteren Bohnenbastardierungen — speziell an den ziemlich sterilen Bastarden aus *Ph. vulgaris* × *Ph. multiflorus* — Anzeichen von Xeniodochie und Mischsamigkeit in bezug auf die Dimensionen und das Gewicht der Samen bemerken. Eine Entscheidung konnten jedoch nur ganz exakte Versuche an geeigneten Rassen er-bringen, welche durch Jahre auf ihre charakteristischen Größen an Mittelwert bzw. Durchschnittsgewicht und Streuung (Standardabweichung =  $\sigma$ , entsprechend der Wendepunktsabszisse der binomialen Äquivalenz-

kurve<sup>1))</sup> geprüft und durch graphische Darstellung der empirischen Frequenzkurven sowie der errechneten Äquivalenzkurven gekennzeichnet wurden. Ebenso war zur Vollgültigkeit des Beweises für selbständige Vererbungsweise eine Feststellung und analoge variationsstatistische Bearbeitung aller Einzelsamengewichte der Bastardierungsprodukte und ihrer Deszendenten und zwar nach den einzelnen Pflanzenindividuen ab  $F_2$  bzw.  $SG_{III}$  erforderlich, während für den Fall korrelativ-abhängiger Vererbungsweise im Prinzip eine bloße Feststellung des Samendurchschnittsgewichtes (Samenertrag : Samenzahl) per Pflanze genügen würde. Allerdings müßte dieselbe ergänzt werden durch zahlenmäßige Charakteristik der sog. Gleichmäßigkeit oder Homogenität innerhalb der Einzelpflanzen.

Zur expeditiven Feststellung der sehr zahlreichen Einzelsamengewichte (etliche Tausende!) erwies sich die Bangsche Mikrowage, System Hartmann und Braun — Frankfurt a. M. (mit Wirbelstromdämpfung) als vorzüglich geeignet — nach Anbringung eines Schalengehänges von besonderer Leichtigkeit. Es ist nur zu bedauern, daß das für solche Zwecke sehr empfehlenswerte Instrument sich bisher nicht für Gewichte über 1 gr konstruieren läßt. Für die freundliche Mithilfe bei Ausführung der mühevollen Wägungen bin ich meinem Assistenten Herrn M. Brandl, bei Durchführung der Berechnungen meinem Bruder A. Tschermak sowie dem Herrn Assistenten am Prager physiologischen Institut H. Goldmann, bei Ausführung der Kurvenkonstruktion dem Herrn Assistenten am selben Institut G. Schubert zu bestem Dank verpflichtet.

### A. Erste bzw. Hauptversuchsreihe.

Zucker-Reisperl  $\varnothing$  (Tausend für Eine, Dippe)  $\times$  Anker  $\sigma$   
(1916—1920).

An erster Stelle sei gleich die zeitlich später unternommene Hauptversuchsreihe vorgeführt, deren Ergebnisse detailliert in Tabelle III, summarisch in nachstehender Übersicht wiedergegeben seien:

<sup>1)</sup> Bezüglich der mathematischen Bedeutung der Standardabweichung als Wendepunktsabszisse der errechneten Äquivalenzkurve sei auf die jüngste Darstellung von A. Tschermak (Über die Erhaltung der Arten. Biol. Z. Bl. Bd. 41, H. 7, S. 394, 1921) verwiesen.

	Mittelwert	Streuung
Mutterrasse: Zucker-Reisperl ♀ (Tausend für Eine, Dippe)	0,10026	$\pm$ 0,023501
Vaterrasse: Anker ♂	0,5732	$\pm$ 0,07051
Verhältnis ♀ : ♂	1 : 5,7	1 : 3
I. Samengeneration (SG <sub>I</sub> )	0,1961	$\pm$ 0,0246
Verhältnis ♀ : SG <sub>I</sub>	1 : 1,96	1 : 1,047.

Deutliche Vergrößerung des Mittelwertes bezw. patrokline Abänderung des Samengewichtes, Xeniodochie — ohne erhebliche Änderung der Streuung (1 : 1,047) verglichen mit den charakteristischen Zahlenwerten der reinen Mutterrasse.

	Mittelwert	Streuung
II. Samengeneration (SG <sub>II</sub> ) geerntet von F <sub>1</sub> -Pflanzen	0,2596	$\pm$ 0,070855
Verhältnis ♀ : SG <sub>II</sub>	1 : 2,59	1 : 3,02
♂ : SG <sub>II</sub>	1 : 0,453	1 : 1,005.

Weitere mäßige Vergrößerung des Mittelwertes, ohne auch nur das algebraische Mittel aus Mutter- und Vaterrasse

$$\left( \frac{0,10026 + 0,5732}{2} = 0,33673 \right)$$

zu erreichen. Hingegen sehr starke Erweiterung der Streuung (auf 1 : 3,02) bis etwa zu dem Streuungswerte der Vaterrasse (1 : 3), ja andeutungsweise darüber hinaus.

Demnach unverkennbare Spaltung in SG<sub>II</sub>.

	Mittelwert	Streuung
III. Samengeneration (SG <sub>III</sub> ) Verschiedenheiten nach einzelnen F <sub>2</sub> -Pflanzenindividuen	von 0,487 bis 0,0979	$\pm$ 0,08708 $\pm$ 0,0199
♀ : SG <sub>III</sub>	von 1 : 4,87 bis 1 : 0,98	von 1 : 3,70 bis 1 : 0,85
(♂ : SG <sub>III</sub> )	von 1 : 0,85 bis 1 : 0,178	von 1 : 1,23 bis 1 : 0,282).

Beweis von Verschiedenheit der einzelnen SG<sub>II</sub>-Individuen im Erbwerte, also Beweis von nicht bloß phänotypischer oder anscheinender, sondern zugleich genotypischer oder wahrer Mischsamigkeit der F<sub>1</sub>-Pflanzen. Sicherer Nachweis der Spaltung in SG<sub>II</sub> durch Isolierung von verschiedenen Typen gemäß SG<sub>III</sub>. Neigung einzelner F<sub>2</sub>-Individuen, speziell kleinsamiger, zu Einengung der Streuung bezw. der Spaltung

und damit zur Konstanz des Samengewichtes bei Fortspalten des Samengewichtes innerhalb anderer  $F_2$ -Individuen, speziell mit intermediärem Mittelwert und intermediärer Streuung, ja weiter als bei der väterlichen Stammrasse, beispielsweise Beob.  $SG_{III}^{""}$  Nr. 5 mit der Charakteristik  $0,2365 \pm 0,071087$ , ganz analog jener von

$$SG_{II} \ 0,2596 \pm 0,070855.$$

Kein Erreichen der väterlichen Stammrasse an Mittelwert.

Speziell hervorgehoben sei aus dieser Übersicht noch das Verhalten von Mittelwert und Streuung.

	Mittelwert	Streuung
in $SG_I$	Annäherung zum algebraischen Mittel zwischen Mutter-Vaterrasse	angenähert gleichgeblieben wie bei der Mutterrasse, nur andeutungsweise Erweiterung der Streuung
in $SG_{II}$	Weitere Annäherung ohne Erreichen des algebraischen Mittels, geschweige des Wertes der Vaterrasse	starke Erweiterung bis zum Werte der Vaterrasse, ja andeutungsweise darüber hinaus
in $SG_{III}$	Resultieren einer Typenreihe und zwar mit Mittelwert noch unterhalb der Mutterrasse, mit gleichem Mittelwert, mit intermediärem Mittelwert — ohne Erreichen des Wertes der Vaterrasse: also metrokline Transgression, patroklines Zurückbleiben an Mittelwert	Resultieren einer Typenreihe und zwar von Typen mit Streuungswerten unterhalb der Mutterrasse sowie von Typen mit Streuung noch über jene der Vaterrasse hinaus, also metrokline wie patrokline Transgression an Streuung.
B 44		

Dazu sei noch bemerkt, daß auch innerhalb der reinen Form der Wert der Streuung eine gewisse, mathematisch noch nicht genau faßbare Tendenz zeigt im gleichen Sinne mit dem Mittelwert von Individuum zu Individuum, von Population zu Population — speziell in Abhängigkeit von der Lebenslage — zu oszillieren oder sich zu modifizieren<sup>1)</sup>.

<sup>1)</sup> Eine bezügliche Untersuchung — allerdings mit Ermittlung des Galtonschen Quartils (Q) bzw. der Relation von Quartil : Mittelwert  $\left(\frac{Q}{M}\right)$  als „Variations- oder Sensibilitätskoeffizienten“ — hat T. Tammes bezüglich einer Anzahl von Quantitätsmerkmalen an *Iberis amara*, *Anethum graveolens*, *Malva vulgaris*, *Ranunculus arvensis*, *Cardamine hirsuta* ausgeführt, gut und schlecht genährte Individuen miteinander vergleichend (On the influence of nutrition on fluctuating variability of some plants. Proceed. Roy. Acad. Amsterdam, Vol. VII, p. 398, 1904/05).

Umso auffallender und für Spaltung bereits in  $SG_{II}$  beweisender ist daher das in  $SG_{III}$  beobachtete Vorkommen von patrokliner Transgression an Streuung bei gleichzeitigem patroklinem Zurückbleiben des Mittelwertes.

Eine Erklärung der Transgressionserscheinungen ist bekanntlich durch die Annahme einer Mehrzahl von summativ-kumulativ wirksamen Faktoren gegeben (sei es im Sinne von Gleichsinnigkeit oder Homomerie nach Nilsson-Ehle, sei es im Sinne von bloß katalytischer Kumulation nach E. Tschermak<sup>1)</sup>).

Bezüglich des Fehlens von Typen mit vatergleichem Mittelwert, also von groß- und schwerkörnigen Hybriddeszendenten, sei die Alternative zunächst offen gelassen, ob bloß ungenügender Umfang des Beobachtungsmaterials, bezw. relative Seltenheit der vatergleichen Faktorenkombination vorliegt oder ob eine Folge von Valenzschwächung gewisser Gene im heterozygotisch-haplogametischen Zustande, also hybridogene Genasthenie im Sinne von A. Tschermak<sup>2)</sup> vorliegt. An Einzelsamen kamen, allerdings sehr selten, in Samengeneration III solche vor, welche den Mittelwert der Vatterasse erreichten, sogar überschritten; jedoch wird ihre Deszendenz sicher nicht den väterlichen Mittelwert festhalten, wie nach den in Versuchsreihe II bereits gemachten Erfahrungen zu schließen ist.

Damit erscheint der erste Fall eines mathematisch exakten Nachweises von Xenodochie bezw. von selbständiger Vererbungsweise eines Samenmerkmals (des Samengewichtes) geboten. Als Grundlage für die rassiale Verschiedenheit zwischen Zucker-Reisperl und Ankerbohne im Samengewicht bezw. in der Samengröße ist — angesichts des Resultierens konstanter Zwischenformen, zudem von verschiedenem Typus — eine Mehrzahl von Faktoren anzunehmen. Zum mindesten ist eine Differenz in 2, wahrscheinlich 3 Genen anzunehmen.

Die Mischsamigkeit in  $SG_{II}$  innerhalb der Hülsen der  $F_1$ -Mischlinge sei illustriert einerseits durch Fig. 1, welche in drei willkürlich herausgegriffenen Hülsen relativ große, mittelgroße und kleine Samen

<sup>1)</sup> Vergl. meine Darstellung in Fruwirths Handbuch, Bd. IV, 3. A., S. 116ff., Berlin 1919. — Speziell sei auch auf meine Studie „Über die Vererbung der Blütezeit bei Erbsen“ (Verh. d. naturw. Ver. in Brünn, 49. Bd., Mendelfestband 1912) verwiesen.

<sup>2)</sup> A. Tschermak, Über das verschiedene Ergebnis reziproker Kreuzung von Hühnerrassen und dessen Bedeutung für die Vererbungslehre (Theorie der Anlagen-schwächung oder Genasthenie). Biol. Z. Bl. Bd. 37, S. 217, 1917; vergl. ebenda Bd. 41, S. 304, 1921.



nebeneinander zeigt. Durch Fig. 2 sei die Mischsamigkeit ( $SG_{II}$ ) innerhalb eines  $F_1$ -Individuums dargestellt.

Fig. 3 stellt graphisch Bastardierung Zucker-Reisperl ♀ × Anker ♂ dar die errechneten Beträge für Mittelwert (MW) und Streuung ( $\sigma$ ), für Mutterrasse ( $\underline{\quad}$ ), Vaterasse ( $\overline{\quad}$ ), 1. Samengeneration ( $SG_I$ ), 2. Samengeneration ( $SG_{II}$ ) und 3. Samengeneration ( $SG_{III}$ ) nach acht  $F_2$ -Individuen gesondert. Die Kurven sind folgender-

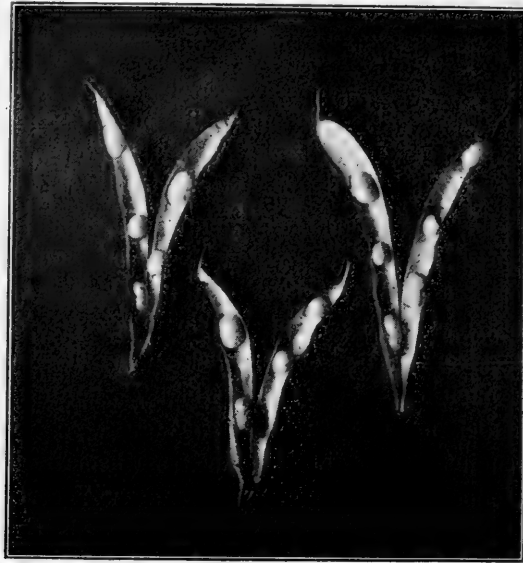


Fig. 1. Mischsamige Hülsen eines  $F_1$ -Individuums (mit  $SG_{II}$ ) der Bastardierung Zucker-Reisperl ♀ × Anker ♂.

maßen graphisch konstruiert (nach A. Tschermak). Zunächst wurde zu jedem Mittelwert die Streuung berechnet nach der Formel  $\sigma = \sqrt{\frac{ax^2}{n}}$ , wobei  $a$  die Individuenzahl pro Klasse ( $\approx 0,01$  gr und zwar eingeteilt mit dem Mittelwert als Halbierung der Mittelklasse z. B. bei MW = 0,10026, Mittelklasse von 0,09526 bis 1,10526, usw.),  $x$  die Abweichung vom Mittelwert,  $n$  die Gesamtzahl der beobachteten Individuen bedeutet.

Dann wurde zu  $\sigma = x_w$  nach den Gausschen Formeln  $y = y_G \cdot e^{-h^2 x^2}$  bzw.  $y_G = \frac{1}{x_w \sqrt{2\pi}}$  und  $y_w = y_G \cdot e^{-1/2}$

der Wert der Gipfelordinate  $y_G$  und der Wendepunktsordinate  $y_w$  berechnet. Hierauf wurde beiderseits von dem Abszissenpunkte MW die

Strecke  $2 x_w$  aufgetragen und über dem Punkte MW die Ordinaten  $y_G$  und  $2 y_w$  aufgetragen, über dem Punkte  $x_w$  ( $\sigma$ ) die Ordinate  $y_w$ . Mit Hilfe des so gewonnenen Dreiecks von der Höhe  $2 Y_w$  und der Basis  $4 X_w$  wurde nun vom Gipfelpunkte  $Y_G$  aus freihändig eine beiläufige Binomialkurve durch den Seitenhalbierungspunkt ( $y_w$ ) als Wendepunkt entworfen. Bei 3,6  $\sigma$  ließ ich die Kurven schematisch die Nulllinie erreichen. Da die nach obiger Formel errechneten Ordinatenwerte sehr hohe unübersichtliche Kurven ergeben würden, wurde zu dem Hilfsmittel

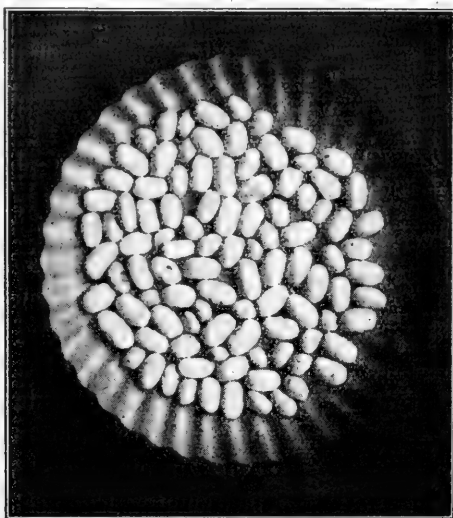


Fig. 2. Mischsamigkeit des gesamten Samenertrages eines  $F_1$ -Individuums (mit  $SG_{II}$ ) der Bastardierung Zucker-Reisperl  $\circ \times$  Anker  $\sigma$ .

einer graphischen Drückung der Kurvenhöhe auf  $\frac{1}{10}$  gegriffen. Die reproduzierten Kurven stellen Äquivalenzkurven zu der empirisch gefundenen Verteilungsweise oder Variationskurve dar, sind jedoch in der Ordinatenhöhe unabhängig genommen von der empirischen Individuenzahl, deren Verschiedenheit je nach den einzelnen Beobachtungsfällen sozusagen zu einem verschiedenen Ordinatenmaßstab für die einzelnen Kurven führen würde. Deshalb sei auf eine Wiedergabe der empirischen Kurven verzichtet und die graphische Darstellung in Fig. 3 auf „Äquivalenzkurven mit errechneten Ordinatenwerten“ beschränkt.

Die Metroklinie der  $SG_I$ -, der  $SG_{II}$ -, aber auch von 7 der  $SG_{III}$ -Kurven ist in die Augen fallend. Die Kurve der Vatterrasse liegt geradezu mit ihrem Mittelwerte (0,5732) jenseits des dreifachen



Tabelle III.  
Mutterrasse: Zucker-Reisperl oder 1000 für Eine.

Beobachtung Nr.	Journal-Nr. und Versuchsjahr	Pflanzenzahl	Samenzahl	Mittelwert	Standardabweichung ( $\sigma$ )	Mittelwert	Standardabweichung ( $\sigma$ )
				pro Einzelpflanze		bei Zusammenfassung mehrerer Pflanzen	
1*	ausgelesene Kaufware von Dippe 1914	—	159	—	—	0,106	—
2*	Nr. 43 H. Sch. 1. Nachbau (von B. Nr. 1 1914) 1915	12	510	—	—	0,09725 (0,088—0,110)	—
3	Mischung aus reiner Linie H. Sch. Nr. 29 1916 (Nachbau von B. Nr. 2 1915)	—	780	—	—	0,090	—
4*	Einzelpflanze H. Sch. Nr. 29 a 1916 2. Nachbau (vom B. Nr. 2 1915)	1	96	0,0847	$\pm 0,02151$	—	—
5	Mischung aus reiner Linie Nr. 21 b 1917 (Nachbau von B. Nr. 4 1916)	11	2033	—	—	0,08521	—
6*	Einzelpflanze Nr. 21 b' 1917 3. Nachbau (von B. Nr. 4 1916)	1	94	0,0847	—	—	—
7	Einzelpflanze Nr. 104 1918 4. Nachbau (von B. Nr. 6 = $\frac{21b'}{10}$ 1917)	1	160	0,10685	$\pm 0,02243$	0,10026 (Samenzahl: 1193)	$\pm 0,023501$
8*	Einzelpflanze Nr. 116 1918 4. Nachbau (von B. Nr. 6 = $\frac{21b'}{10}$ 1917)	1	323	0,1070	$\pm 0,0233$		
9*	Einzelpflanze Nr. 120, R/40 1919 5. Nachbau (von B. Nr. 8 = 116 1918) (SG = 0,0777)	1	484	0,0881	$\pm 0,02058$		
10	Einzelpflanze Nr. 120, R/270 1919 5. Nachbau (von B. Nr. 8 = 116 1918) (SG = 0,1288)	1	226	0,1120	$\pm 0,0176$		
11*	Einzelpflanze Nr. 145/7 1920 6. Nachbau (von Nr. 120, R/40 1919) (SG = 0,1148)	1	158	0,08767	$\pm 0,02099$	—	—

Das Zeichen \* indiziert den genealogischen Zusammenhang.

## Vaterrasse: Anker.

Beobachtung Nr.	Journal-Nr. und Versuchsjahr	Pflanzenzahl	Samenzahl	Mittelwert	Standardabweichung ( $\sigma$ )	Mittelwert	Standardabweichung ( $\sigma$ )
				pro Einzelpflanze		bei Zusammenfassung mehrerer Pflanzen	
1	Mischung aus reiner Linie Nr. 49/5 1918	3	76	—	—	0,6521	$\pm 0,0805$
2	Einzelpflanze Nr. 53/3 1920 (SG = 0,5515)	1	95	0,563	$\pm 0,07954$	0,5732 (Samenzahl: 257)	$\pm 0,07051$
3	Einzelpflanze Nr. 53/6 1920 (SG = 0,5643)	1	79	0,576	$\pm 0,0736$		
4	Einzelpflanze Nr. 53/32 1920 (SG = 0,7526)	1	100	0,5743	$\pm 0,06557$		
5	Einzelpflanze Nr. 53/1 1920 (SG = 0,5386)	1	73	0,582	$\pm 0,05716$		

## Bastardierung:

Zucker-Reisperl  $\varnothing \times$  Anker  $\sigma$ .I. Samengeneration (SG<sub>I</sub>)

an der Mutterrasse gewonnen.

Beobachtung Nr.	Journal-Nr. und Versuchsjahr	Pflanzenzahl	Samenzahl	Mittelwert	Standardabweichung ( $\sigma$ )	Mittelwert	Standardabweichung ( $\sigma$ )
				pro Einzelpflanze		bei Zusammenfassung mehrerer Pflanzen	
1+	an Reisperl-Individuum Nr. 100; SG <sub>I</sub> — Nr. 101, 102, 106 +, 107, 108, 112, 113, 114, 118, 119 — 1917	1	10	—	—	0,1961	± 0,0246
2	Nr. 116 1918	1	6				
3*	Nr. 104 1918 4. Nachbau des Originalsaatgutes von Dippe ex 1914	1	14				

II. Samengeneration ( $SG_{II}$ )  
an  $F_1$ -Bastarden gewonnen.

Be- obachtung Nr.	Journal-Nr. und Versuchsjahr	Pflanzenzahl	Samenzahl	Mittelwert	Standard- abweichung ( $\sigma$ )	Mittel- wert	Standard- abweichung ( $\sigma$ )
				pro Einzelpflanze		bei Zusammenfassung mehrerer Pflanzen	
1 +	Nr. 106 1918 ex Nr. 106 1917 ( $SG_I = 0,250$ )	1	155	0,2785	$\pm 0,07029$	0,2596 (SZ = 931)	$\pm 0,070855$
2 *	Nr. 128 Pfl. 16 1919 B. Nr. 2—6 ex Nr. 104 1918 ( $SG_I = 0,2023$ )	1	134	0,2458 (0,0901—0,400)	$\pm 0,08146$		
3	Nr. 128 Pfl. 17 1919 ( $SG_I = 0,1978$ )	1	96	0,24377 (0,0821—0,4168)	$\pm 0,07597$		
4	Nr. 128 Pfl. 18 1919 ( $SG_I = 0,210$ )	1	285	0,25901 (0,092—0,4356)	$\pm 0,07425$		
5	Nr. 128 Pfl. 12 1919 ( $SG_I = 0,18772$ )	1	218	0,2659 (0,0978—0,4016)	$\pm 0,0694$		
6	Nr. 128 Pfl. 10 1919 ( $SG_I = 0,227$ )	1	198	0,2708 (0,1305—0,4075)	$\pm 0,06335$		

III. Samengeneration ( $SG_{III}$ )  
an  $F_2$ -Bastarden gewonnen.

1 ( $SG'_{III}$ )	Nr. 144 Pfl. 3 1920 ( $SG_{II} = 0,0901$ )	1	202	0,0979 (0,0509—0,1449)	$\pm 0,0199$	—	—
2 ( $SG''_{III}$ )	Nr. 144 Pfl. 17 1920 ( $SG_{II} = 0,1874$ )	1	143	0,1522 (0,0742—0,2181)	$\pm 0,03265$	—	—
3 ( $SG'''_{III}$ )	Nr. 144 Pfl. 4 1920 ( $SG_{II} = 0,1164$ )	1	70	0,1918 (0,117—0,2711)	$\pm 0,0447$	—	—
4 ( $SG^{IV}_{III}$ )	Nr. 144 Pfl. 73 1920 ( $SG_{II} = 0,2385$ )	1	147	0,2169 (0,0907—0,3230)	$\pm 0,06262$	—	—
5 ( $SG^{V}_{III}$ )	Nr. 144 Pfl. 74 1920 ( $SG_{II} = 0,2395$ )	1	45	0,2365 (0,055—0,3277)	$\pm 0,071087$	—	—
6 ( $SG^{VI}_{III}$ )	Nr. 144 Pfl. 132 1920 ( $SG_{II} = 0,3401$ )	1	66	0,3658 (0,260—0,510)	$\pm 0,05751$	—	—
7 ( $SG^{VII}_{III}$ )	Nr. 144 Pfl. 130 1920 ( $SG_{II} = 0,3661$ )	1	96	0,395 (0,267—0,549)	$\pm 0,04820$	—	—
8 ( $SG^{VIII}_{III}$ )	Nr. 144 Pfl. 124 1920 ( $SG_{II} = 0,3971$ )	1	196	0,487 (0,253—0,704)	$\pm 0,08708$	—	—

134  $F_2$ -Pflanzen, \* (aus einer und derselben  $F_1$ -Pflanze  
Nr. 128 Pfl. 16 1919)

Neben dem Samengewicht, welches bei der geringen Verschiedenheit im spezifischen Gewicht einen summarischen Ausdruck für die Dimensionen des Samens abgibt, läßt auch die Samenform, und zwar eckige Form von Zucker-Reisperl, walzliche Form von Anker, eine von der Mutterpflanze unabhängige, selbständige Vererbungsweise erkennen. Auch zwischen Samenform und Samengröße bzw. Gewicht besteht kein absoluter Zusammenhang, wenn auch geringeres Gewicht die eckige Samenform, hohes Gewicht die walzliche Samenform deutlich begünstigt, also eine relative Korrelation zu bestehen scheint. Bezüglich der Samenform ist ebenso wie bezüglich des Samengewichtes augenscheinliche Mischsamigkeit an  $F_1$ -Pflanzen in der  $SG_{II}$  sowie an gewissen  $F_2$ -Pflanzen in  $SG_{III}$  zu beobachten.

Es wurden folgende Spaltungsverhältnisse ermittelt (siehe Tabelle auf S. 41).

Sonach waren von den phänotypisch in  $SG_{II}$  als rein eckig klassifizierten 12 (daneben 8 nicht aufgegangen) Samen nur zwei Drittel homozygotisch, ein Drittel heterozygotisch — für die als rein walzlich klassifizierten acht Samen ergab sich das Verhältnis drei Viertel zu ein Viertel. Umgekehrt erwiesen sich von den äußerlich als intermediär klassifizierten Samen nicht wenige ( $6 + 2$ ) als genotypisch rein eckig bzw. ( $13 + 8$ ) als genotypisch rein walzlich. Die rein phänotypische Klassifizierung erweist sich sonach als weitgehend unzuverlässig; ein Gleiches gilt von der Aussage über teilweises Fortspalten äußerlich rein eckiger oder rein walzlicher Samen. Nur das kann erschlossen werden — und zwar speziell aus dem anscheinenden Bestehen recht verschiedener Spaltungsverhältnisse der Heterozygoten ( $12 : 4$ ,  $11 : 5$ ,  $9 : 7$ ) —, daß eine mindestens trifaktorielle Grundlage für den Unterschied von eckiger und walzlicher Samenform anzunehmen ist.

An Hülsenform wurden unter 94  $F_2$ -Pflanzen (davon 9 ohne registrierten Samenertrag) 16 mit Schnür- oder Perlhülsen, 78 mit glattgewölbten Hülsen beobachtet ( $16 : 78 = 1 : 4,8$  — vermutlich  $3 : 13 = 1 : 4,3$ ), was auf bifaktorielle Grundlage hinweist. Zwischen Kleinsamigkeit, Eckigform und Perlhülse besteht augenscheinlich eine relative Koppelung. Die  $F_2$ -Perlhülse reicht nur bis 0,231  $SG_{II}$ -Gewicht bzw. 0,151 Durchschnittskorngewicht ( $SG_{III}$ ) hinauf; die glattgewölbte Hülse nur bis 0,095  $SG_{II}$ -Gewicht bzw. 0,1 Durchschnittskorngewicht ( $SG_{III}$ ) hinunter. Zudem bedingt Kleinheit und Eckigform der Samen eine Neigung der Hülse zum Einsinken oder Zurückbleiben zwischen den einzelnen Samen, wodurch Andeutung von Perl- oder Schnürform



SG <sub>II</sub>	Reine eckige Reisperlform	Intermediär, mehr eckig	Intermediär, zwischen eckig und walzlich	Intermediär, mehr walzlich	Reine walzliche Ankerform
F <sub>1</sub> -Pflanze Nr. $\frac{128}{16}$ 1919 (SZ = 134)	20	22	64	20	8
F <sub>1</sub> -Pflanze Nr. $\frac{128}{12}$ 1919 (SZ = 218)	20	31	108	44	15
F <sub>1</sub> -Pflanze Nr. $\frac{128}{17}$ 1919 (SZ = 96)	18	23	31	11	13
etwa	58 7	76 9	203 32	75 11	36 5
		48		16	

Von F<sub>1</sub>-Pflanze Nr.  $\frac{128}{16}$  nachgebaut (Beob. Nr.  $\frac{144}{120}$  1920)

und bezüglich SG <sub>III</sub> an 89 F <sub>2</sub> -Pflanzen beobachtet	12	13	39	17	8
davon a) konstant eckig befunden	8	6	2	—	—
b) spaltend ineckig: walzlich	4	7	24	9	2
u. zw. b <sub>1</sub> ) nach etwa 3 : 1 bezw. 12 : 4 beobachtet 653 : 249 = 2,6 : 1 (exkl. 1 + 2 581 : 240 = 2,4 : 1)	1	3	10 (und zwar 1 15 : 1? 2 13 : 3?)	2	—
b <sub>2</sub> ) nach etwa 11 : 5 beobachtet 1857 : 979 = 9,48 : 5	2	1	10	3	1
b <sub>3</sub> ) nach etwa 9 : 7 beobachtet 737 : 551 = 9,39 : 1 (2 Fälle invertiert!)	1	3	4 (und zwar 1 7 : 9)	4 (und zwar 1 7 : 9)	1
c) konstant walzlich	—	—	13	8	6

der Hülse vorgetauscht werden kann — umgekehrt wirkt Größe und Walzigform der Samen phänotypisch beeinträchtigend auf die Schnürform.

An Wuchs (windend wie Zucker-Reisperl — niedrig wie Anker) wurde in  $F_2$  W : N = 51 : 43 — vermutlich 9 : 7 erhalten, woraus gleichfalls eine bifaktorielle Differenz zu erschließen ist.

### B. Zweite Versuchsreihe.

Zucker-Reisperl ♀ (Tausend für Eine, Dippe)

× Flageolet Viktoria ♂.

(1914—1918).

Die an erster Stelle angeführte Versuchsreihe sei durch eine zweite ergänzt, welche dieselbe kleinsamige Mutterrasse, jedoch Flageolet Viktoria (mit rotvioletter Samenschale) als großsamige Vatterrasse aufweist. Diese Reihe wurde früher (1914) begonnen als die oben angeführte (ab 1916); jedoch erwies sich die Vatterrasse wegen starker Schwankungen des Mittelwertes (vergl. Tabelle IV) sowie wegen geringen Samenertrages als minder geeignet, weshalb 1916 zur Bastardierung mit Anker (mit weißer Samenschale) übergegangen wurde.

Im wesentlichen liefert die Prüfung der Tabelle IV ein ganz analoges Ergebnis, wie es aus der ersten Versuchsreihe abgeleitet wurde. Das Material gestattet folgendes kurzes Resümee;

	Mittelwert	Streuung
Mutterrasse: Zucker-Reisperl	0,10026	± 0,023501
Vatterrasse: Flageolet Viktoria	0,7415	± 0,07557
Verhältnis ♀ : ♂	1 : 7,4	1 : 3,2
I. Samengeneration (SG <sub>I</sub> )	0,342	?
Verhältnis ♀ : SG <sub>I</sub>	1 : 3,4	?

Deutliche Vergrößerung des Mittelwertes bzw. patrokline Abänderung des Samengewichtes, Xeniodochie, wobei allerdings weder in SG<sub>I</sub> noch in SG<sub>II</sub> wie auch SG<sub>III</sub> der Mittelwert das algebraische Mittel aus Mutter- und Vatterrasse  $\frac{0,10026 + 0,7415}{2} = 0,42088$  erreicht wird.

Bezüglich der Streuung ist bei der geringen Anzahl der erhaltenen SG<sub>I</sub>-Samen keine Aussage möglich.

	Mittelwert	Streuung
II. Samengeneration (SG <sub>II</sub> )	von 0,373	± 0,087
	bis 0,272	± 0,0765
♀ : SG <sub>II</sub>	von 1 : 3,7	1 : 3,5
	bis 1 : 2,7	1 : 3,26.

Weitere mäßige Vergrößerung des Mittelwertes, die aber noch merklich unter dem algebraischen Mittel von  $\sigma + \sigma$  bleibt. Hingegen sehr starke Erweiterung der Streuung bis auf 1 : 3,7, d. h. bis über den Streuungswert der Vatterrasse 1 : 3,2. Demnach unverkennbare Spaltung in  $SG_{II}$ .

III. Samengeneration ( $SG_{III}$ ) allerdings nur an

zwei Pflanzen nach Einzelsamengewichten analysiert	Mittelwert	Streuung
	0,2636	$\pm$ 0,0840
	0,1588	$\pm$ 0,0571.

Resultieren genotypisch verschiedener Typen gemäß  $SG_{III}$  bzw. deutliche Verschiedenheit der einzelnen  $SG_{II}$ -Individuen im Erbwerte. Beweis wahrer Mischsamigkeit der  $F_1$ -Pflanzen. — Diese Verschiedenwertigkeit der  $F_1$ -Pflanzen tritt phänotypisch auch darin hervor, daß das durchschnittliche Einzelgewicht pro Pflanze unter einer wahllos herausgegriffenen, also „zufälligen“ Schar von  $F_2$ -Pflanzen sehr stark variiert, was mathematisch in einer weiten Streuung bei relativ niedrigem Mittelwert der Einzelkorngewichte zum Ausdruck kommt. Diese Streuung der Durchschnittskorngewichte (sic!), nicht der Einzelsamengewichte bleibt im allgemeinen kaum hinter der früher behandelten Streuung für Einzelsamengewichte innerhalb einer  $F_2$ - oder einer  $F_3$ -Pflanze zurück.

Daß in Reihe II die einzelnen, die mischsamige  $SG_{II}$  tragenden  $F_1$ -Pflanzen speziell im Mittelwerte z. T. stark voneinander abweichen, und zwar im Gegensatz zu Reihe I, ist in erster Linie auf den weit geringeren Samenertrag pro Pflanze (51 bis 106 gegen 96 bis 285!) zurückzuführen, — abgesehen von Verschiedenheiten infolge von Lebenslage und von etwaigem endogenem Oszillieren. Jedenfalls bedarf es einer relativ großen Samenproduktion, um bei der Spaltung in  $SG_{II}$  an einer  $F_1$ -Pflanze alle überhaupt möglichen Typen in angenähert „richtigen“ Zahlenverhältnissen tatsächlich anzutreffen. Bezüglich des Mittelwertes an Einzelsamengewichten pro Pflanze wurde auch in Reihe II eine Annäherung an die Vatterrasse ohne Erreichen des algebraischen Mittels, geschweige des Mittelwertes der Vatterrasse beobachtet. Bezüglich der Streuung wurde in  $SG_{II}$  Erweiterung bis über den Wert der Vatterrasse hinaus beobachtet und zwar noch deutlicher als in Reihe I. — Bezüglich des Details sei auf Tabelle II verwiesen: für eine graphische Darstellung erscheint das Material speziell an  $\sigma$ -Werten unzureichend.

Tabelle IV.  
Mutterrasse: Zucker-Reisperl.

Beobachtung Nr.	Journal-Nr. und Versuchsjahr	Pflanzenzahl	Samenzahl	Mittelwert pro Einzelpflanze	Standardabweichung ( $\sigma$ )	Mittelwert bei Zusammenfassung mehrerer Pflanzen	Standardabweichung ( $\sigma$ )
7—10 vergl. Tab. III	Nr. 104 1918 Nr. 116 1918 Nr. 120 R/40 1919 Nr. 120 R/270 1919	4	1193	—	—	0,10026	$\pm 0,023501$

Vaterrasse: Flageolet Viktoria.

1 *	Nr. 50, G. E. 1915	13	—	—	—	0,783 (0,662—0,930)	—
2	Nr. 14 b, H. Sch. 1916	10	—	—	—	0,694 (0,550—0,801)	—
3	Nr. 13 a, G. E. 1916	10	114	—	—	0,601	—
4	Nr. 13 b, G. E. 1916	12	172	—	—	0,648	—
5 *	Nr. 27 Pfl. 2 u. 8 1916 1. Nachbau (von Nr. 50, G. E. 1915)	2	49	—	—	0,7355	$\pm 0,0773$
6 *	Nr. 97 e 1917 2. Nachbau (von Nr. 50, G. E. 1915)	1	42	0,7485	$\pm 0,081654$	0,7415 (SZ = 91)	$\pm 0,07557$

### Bastardierung:

\* Zucker-Reisperl  $\circ \times$  Flageolet Viktoria  $\sigma$ .

I. Samengeneration (SG<sub>1</sub>)  
an der Mutterrasse gewonnen.

Beobachtung Nr.	Journal-Nr. und Versuchsjahr	Pflanzenzahl	Samenzahl	Mittelwert	Standardabweichung ( $\sigma$ )	Mittelwert	Standardabweichung ( $\sigma$ )
				der Samenmasse		des durchschnittlichen Einzelkorn- gewichtes pro Pflanze unter einer Pflanzenschar	
1	B <sub>R</sub> $\times$ V 1915	—	9	0,342	—	—	—

## II. Samengeneration (SG<sub>II</sub>) an F<sub>1</sub>-Bastarden gewonnen.

Beobachtung Nr.	Journal-Nr. und Versuchsjahr	Pflanzenzahl	Samenzahl	Mittelwert der Samenmasse	Standard- abweichung (σ)	Mittelwert	Standardabweichung (σ)
						des durchschnittlichen Einzelkorngewichtes pro Pflanze unter einer Pflanzenschar	
1	Vers. 14a 1916	9	623	0,312 (0,209—0,372)	—	—	—
2 ●	Vers. 14a Pfl. 2 1916	1	106	0,272	± 0,0765	—	—
3 ■	Vers. 14a Pfl. 4 1916	1	76	0,375	± 0,0747	—	—
4	Vers. 14a Pfl. 5 1916	1	51	0,335	± 0,0785	—	—
5	Vers. 14a Pfl. 6 1916	1	65	0,2975	± 0,0875	—	—
6 ▲	Vers. 14a Pfl. 7 1916	1	93	0,373	± 0,087	—	—
7	Vers. 14a Pfl. 8 1916	1	74	0,357	± 0,0919	—	—
8	Vers. 14a Pfl. 9 1916	1	70	0,298	± 0,0791	—	—

## III. Samengeneration (SG<sub>III</sub>) an F<sub>2</sub>-Bastarden gewonnen.

1 ■	Vers. 60 Pfl. 22 1917 (ex Vers. 14a Pfl. 4 1916)	1	69	0,1588	± 0,0571	—	—
2 ▲	Vers. 68 Pfl. 6 1917 (ex Vers. 14a Pfl. 7 1916)	1	152	0,2636	± 0,0840	—	—
3 ●	Vers. 67 Pfl.Nr.1—89 1917 (ex Vers. 14a Pfl. 2 1916)	89	—	—	—	0,2176	± 0,079097
4 ▲	Vers. 68 Pfl.Nr.1—69 1917 (ex Vers. 14a Pfl. 7 1916)	69	—	—	—	0,2124	± 0,071007
5 ■	Vers. 69 Pfl.Nr.1—60 1917 (ex Vers. 14a Pfl. 4 1916)	60	—	—	—	0,21015	± 0,055423

0,2138 ± 0,0708  
(Pfl. Z. = 159)

IV. Samengeneration (SG<sub>IV</sub>)  
an F<sub>3</sub>-Bastarden gewonnen.

Beobachtung Nr.	Journal-Nr. und Versuchsjahr	Pflanzenzahl	Samenzahl	Mittelwert	Standard- abweichung ( $\sigma$ )	Mittelwert	Standard- abweichung ( $\sigma$ )
				der Samenmasse			
1 ■	Vers. 78 Pfl. Nr. 1—61 1918 (ex Vers. 69 Pfl. 22 1917)	61	—	—	—	0,1848	$\pm 0,07132$
2 ▲	Vers. 79 Pfl. Nr. 1—128 ex Vers. 68 Pfl. 6 1917	128	—	—	—	0,304	$\pm 0,09662$

Als interessant sei noch — in Ergänzung zu den für die erste Versuchsreihe beigebrachten Daten — angeführt, daß die Deszendenz der beiden genauer analysierten F<sub>2</sub>-Pflanzen folgende Verhältnisse gleichsamiger, anscheinend homozygotischer und sichtlich mischsamiger, heterozygotischer F<sub>3</sub>-Pflanzen erkennen läßt:

A. Nachbau von F<sub>2</sub>-Pflanze Nr  $\frac{68}{6}$  1917

in bezug auf Samengröße  
gleichsamig mischsamig  
(Homozygoten) (Spalter)  
71 : 7

lieferte 128 F<sub>3</sub>-Pflanzen (Nr. 79 1918),  
von denen 128 zum Hülsenansatz, 78 zu  
genügendem Samenansatz gelangten

(schematisch  $\frac{8,7}{9} : \frac{7}{7}$ )  
Schnürhülse : Glatthülse = 27 : 101

(1 : 3,7

schematisch 3 : 13?)

und zwar keine Schnürhülse mehr über

0,251 g

(oder doch 0,318 fraglich!)

Durchschnitts-Einzelkorngewicht pro Pflanze

hingegen hinuntergehend bis zu

0,1053;

keine Glatthülse unter

0,247 g

(oder doch 0,109 fraglich!),

hingegen hinaufgehend bis zu 0,4786.

B. Nachbau von F<sub>2</sub>-Pflanze Nr.  $\frac{68}{6}$  1917

	In bezug auf Samengröße	
	gleichsamig	mischsamig
lieferte 60 F <sub>3</sub> -Pflanzen Nr. 78 1916	26	: 34
	(7	: 9,15
schematisch	7	: 9)
Schnürhülse : Glatthülse =	15	: 45
	(1	: 3
schematisch	3	: 13?)
und zwar keine Schnürhülse mehr über	0,160 g,	
Durchschnitts-Einzelkorngewicht pro Pflanze		
hingegen Schnürhülse hinuntergehend bis zu	0,0468;	
keine Glatthülse mehr unter	0,123 g,	
hingegen Glatthülse hinaufgehend bis zu	0,392.	

Diese Beobachtungsdaten stimmen mit der oben ausgesprochenen Vorstellung einer polymeren Genengrundlage für die Verschiedenheit in der Samengröße (wohl trifaktoriell) und in der Hülsenform (wohl bifaktoriell).

## C. Dritte Beobachtungsreihe.

Spontane Bastardierung von Zucker-Reisperl ♀ (Tausend für Eine, Dippe) × unbekannte Vatterrasse.  
(1918—1919.)

In Ergänzung der beiden Beobachtungsreihen, welche auf Grund einer planmäßigen, künstlichen Bastardierung von Zucker-Reisperl ♀ mit Anker bzw. Flageolet Viktoria ♂ gewonnen wurden, sei als dritte Reihe die Nachkommenschaft aus einer zufälligen Spontanbastardierung von Zucker-Reisperl ♀ mit einer unbekannten Vatterrasse angeführt. Als Quelle derselben ist Insektenbesuch an einer vorher oder nachträglich unvollständig selbstbefruchteten Blüte von Zucker-Reisperl zu vermuten. In einer Hülse eines Individuums von reiner Reisperl fielen bei der Aufarbeitung der Ernte 1918 zwei besonders große bzw. schwere Samen auf von 0,193 bzw. 0,2025 gegenüber dem rassetypischen Mittelgewichte von 0,10026; der Verdacht auf Xenodochie seitens einer großsamigen Vatterrasse war naheliegend. Die Samenernte der beiden daraus erzeugten F<sub>1</sub>-Individuen bestätigte diese Vermutung, indem phänotypische Mischsamigkeit zur Beobachtung gelangte. Die Analyse von SG<sub>II</sub> ergab Ansteigen des Mittelwertes gegenüber dem Werte von SG<sub>I</sub>, speziell aber

Tabelle V.

**Spontane Bastardierung.**

Zucker-Reisperl ♀ × X ♂ (unbekannte Vatterrasse).

Mutterrasse: Zucker-Reisperl.

Beobachtung Nr.	Journal-Nr. und Versuchsjahr	Pflanzenzahl	Samenzahl	Mittelwert	Standardabweichung ( $\sigma$ )	Mittelwert	Standardabweichung ( $\sigma$ )
				pro Einzelpflanze		bei Zusammenfassung mehrerer Pflanzen	
7—10 vergl. Tab. III	Nr. 104 1918 Nr. 116 1918 Nr. 120 R/40 1919 Nr. 120 R/270 1919	4	1193	—	—	0,10026	$\pm 0,023501$

I. Samengeneration ( $SG_I$ )  
an einem Reisperl-Individuum gewonnen.

1 ●	Same 330 von Reisperl Nr. 116 1918	—	1	0,193 (Einzel- samen- gewicht)	—	—	—
2 ▲	Same 331 von Reisperl Nr. 116 1918	—	1	0,2025 (Einzel- samen- gewicht)	—	—	—

II. Samengeneration ( $SG_{II}$ )  
an spontanen  $F_1$ -Bastarden gewonnen.

1 ●	Nr. 120 <sub>I</sub> H. Sch. 1919 ex Nr. 116 1918 Same 330	1	122	0,2193	$\pm 0,0497$	0,2371 (SZ = 219)	$\pm 0,0578$
2 ▲	Nr. 120 <sub>II</sub> H. Sch. 1919 ex Nr. 116 1918 Same 331	1	97	0,25937	$\pm 0,0605$		

gegenüber dem Werte der Mutterrasse im Verhältnis von 1 : 2,45. Als Vatterrasse erscheint nach obigem sowohl Anker wie Flageolet Viktoria so gut wie ausgeschlossen; vielmehr ist eine kleinerkörnige Rasse zu vermuten. Jedenfalls beschränkt sich die für die Kombination Zucker-



Reisperl ♀ × Anker ♂ auf das genaueste erwiesene selbständige Vererbungsweise der Samengröße bzw. des Samengewichtes nicht auf diese Vatterasse, sondern kommt auch in anderen Verbindungen und zwar von Zucker-Reisperl als Mutter mit anderen Vatterassen — speziell mit Flageolet Viktoria und einer unbekannten kleinerkörnigen Rasse — zweifellos vor.

Wenn auch das vereinzelte Vorkommen von relativ größeren Samen an reinen kleinkörnigen Bohnenrassen möglich ist (bei geringerer Dämpfung der Extreme sogar charakteristisch ist!), so muß doch ein auffälliges Vorkommen stark vergrößerter Samen immer den Verdacht auf Fremdbefruchtung erwecken. Ja man kann in der Praxis eine solche Vergrößerung geradezu als ein Reagens auf Fremdbefruchtung behandeln, wie der oben analysierte Fall dartut. Fremdbefruchtung ist bekanntlich bei *Ph. multiflorus* die Regel, aber auch bei *Ph. vulgaris* keineswegs ausgeschlossen, wenn auch die einzelnen Rassen diesbezüglich starke Verschiedenheiten aufweisen. Die Artbastarde von *Ph. multiflorus* und *Ph. vulgaris* stehen in der Neigung zu Fremdbefruchtung dem *Ph. multiflorus* deutlich näher, auch wenn ihre Blüte mehr jener von *Ph. vulgaris* gleicht.

#### **D. Beobachtungen über reziproke Kreuzung von Zuckerperl-Perfektion × Flageolet Viktoria sowie Schlußbemerkungen über selbständige und abhängige Vererbungsweise.**

Es bleibt noch die Frage zu beantworten, ob ein Verhalten von der bisher geschilderten Art — also eventuelle Xenodochie und nicht bloß phänotypisch sinnfällige, sondern auch genotypisch erweisliche Mischsamigkeit oder Spaltung in  $SG_{II}$  — bezüglich Samengröße oder Samengewicht bei allen Rassen von *Phaseolus* (und zwar *Ph. vulgaris*) nachweisbar oder auch nur wahrscheinlich ist. Das ist nun anscheinend nicht der Fall. Wenigstens ergaben künstliche Bastardierungen der relativ kleinsamigen, glatthülsigen Zuckerperl Perfektion Dippes mit M. W. 0,192 bis 0,205 — also rund doppelt so schwer wie die Zucker-Reisperl Dippes mit M. W. 0,10026 — mit Flageolet Viktoria (M. W. 0,7415) in beiderlei Verbindungsweise keine Andeutung von Xenien sowie von Mischsamigkeit an den  $F_1$ -Bastarden. (Erstere stellen allerdings bei selbständiger Vererbungsweise keine einfache Notwendigkeit dar!) Vielmehr erscheinen die  $F_1$ -Bastarde — von der charakteristischen individuellen Oszillation der intermediären Samengröße innerhalb jeder Einzelpflanze abgesehen — in sich homogen wie

auch untereinander gleichwertig (selbst bei geringer Samenproduktion). Hingegen erscheinen die  $F_2$ -Bastarde z. T. voneinander als „kleinkörnig“, „mittelkörnig“, „großkörnig“ typisch verschieden, doch jede Einzelpflanze in sich homogen. Es besteht sonach in diesem Falle anscheinend eine abhängige Vererbungsweise des Samengewichtes. Doch sei diese Folgerung nur mit Vorbehalt gezogen und vertreten, da meine bezüglichen Versuche und deren mathematische Analyse noch keineswegs abgeschlossen genannt werden dürfen, weshalb auch die tabellarische Ausführung von Details noch unterlassen sei. — Immerhin sei gesagt, daß das verschiedene Verhalten bezüglich Vererbung des Samengewichtes, wie es die kleinkörnigen *Ph. vulgaris*-Rassen: Zucker-Reisperl und Zuckerperl Perfection (bei Bastardierung mit derselben großkörnigen *Ph. vulgaris*-Rasse) aufzuweisen scheinen, deutlich erinnert an die früher erwähnte Verschiedenheit, welche bezüglich der Samenform besteht zwischen Bastarden von *P. sativum*-Rassen und Bastarden von *P. arvense*  $\times$  *P. sativum* oder *P. arvense* I  $\times$  *P. arvense* II.

Zum Schlusse sei kurz das Problem berührt, wodurch in zahlreichen Fällen eine abhängige Vererbungsweise von Samenmerkmalen bewirkt wird, so daß dieses Verhalten geradezu als die Regel oder gar mit Unrecht als der „einfachere Fall“ erscheinen konnte. Nach der eingangs entwickelten Auffassung ist hingegen die selbständige Vererbungsweise mit eventueller Xenodochie und sicherer Spaltung in  $SG_{II}$  das Einfachere, ja Selbstverständliche, die abhängige Vererbungsweise als das erst einer besonderen Erklärung Bedürftige zu bezeichnen. — Offenbar besteht in dem letzteren Falle ein Zusammenhang zwischen somatischen Faktoren der Mutterpflanze und den die Größe bzw. das Gewicht des Samens bestimmenden Samenfaktoren, so daß ein bloß dem Samen zugeführtes patrogenes Gen zunächst unwirksam bleibt und die Samengröße sich wie ein rein von der jeweiligen Mutterpflanze bestimmtes Merkmal, also gewissermaßen „um eine Generation verspätet“ verhält. Um je nach Wertigkeit bestimmend auf die Samengröße wirken zu können, muß so zu sagen das väterliche Gen erst vegetativ „verankert“ sein, was erst in einem  $F_1$ -Individuum und in gewissen seiner Deszendenten der Fall ist. Man könnte versucht sein, von einem das Soma und die Samenknospe nach bestimmten Richtungen hin gemeinsam bestimmenden einheitlichen Faktor, wenigstens von Seite der einen Rasse zu sprechen. Eine solche somatisch-sexuale Beziehung kann sich (muß es natürlich nicht!) sinnfällig in der Weise verraten, daß mit einem bestimmten somatischen Merkmal eine charakteristische Samenform oder

-größe verknüpft erscheint. Dergleichen gilt, wie oben erwähnt, nach meinen älteren Beobachtungen im allgemeinen für Rotblüte und Samenrunkelform bei *P. arvense*. Es fragt sich nun, ob etwa auch bei Bohnenrassen ein somatisches Merkmal einen Index für Abhängigkeit der Vererbungsweise der Samengröße — im Gegensatze zu Selbständigkeit — abgeben könnte. Diesbezüglich möchte ich mich darauf beschränken, darauf hinzuweisen, daß die Bastarde Zuckerperl-Perfektion mit anscheinend abhängiger Vererbung des Samengewichtes eine besonders geartete glatthbleibende Hülse, hingegen die Rasse Zucker-Reisperl mit sicher selbständiger Vererbung des Samengewichtes eine schließlich „eingeschnürt“ erscheinende sog. Perlhülse besitzt. Ein Zusammenhang des oben bezeichneten Charakters zwischen einer besonders gearteten Glatthülse und Samengewicht erschiene sehr wohl möglich. Natürlich wäre derselbe nicht etwa grob mechanisch zu denken; vielmehr wäre wohl die Möglichkeit eines innersekretorischen (endokrinen, chemokorrelativen) Zusammenhanges von Soma und Samenknospe zu erwägen. Wie bei jeder Korrelation ist übrigens auch hier die Möglichkeit eines nicht absoluten, sondern abgestuften, relativen Geltungsgrades ins Auge zu fassen, ja auch mit der Möglichkeit eines Bruches oder besser einer Umgehung der Korrelation zu rechnen. Doch mögen zunächst diese Andeutungen genügen!

Endlich sei noch betont, daß in gewissen Fällen ein Wettstreit bzw. ein komplexes Nebeneinanderbestehen eines gewissen Grades von Selbständigkeit und einer beschränkten Abhängigkeit der Vererbungsweise von Samenmerkmalen denkbar wäre.

## Zusammenfassung der Ergebnisse.

1. Bezüglich der Vererbungsweise von Samenmerkmalen werden selbständiges und abhängiges Verhalten unterschieden. Bei dem ersteren kann in der I. Samengeneration patroklone Abänderung, sog. Xenodochie, hervortreten; auf jeden Fall gelangt in der II. Samengeneration Spaltung nach Samenindividuen, Mischsamigkeit innerhalb einer Pflanze, ja einer Hülse zur Beobachtung und wird auf Grund des Verhaltens der III. Samengeneration als genotypische Verschiedenwertigkeit erwiesen. Im anderen Falle verhalten sich die Samenmerkmale wie somatische Merkmale des jeweiligen Mutterindividuums. Es erfolgt Spaltung erst in  $F_2$  und zwar nach Pflanzenindividuen, von denen jedes in sich (geno-

typisch) homogen ist. Mitunter läßt sich ein charakteristischer Zusammenhang, eine gewisse Korrelation mit bestimmten somatischen Merkmalen z. B. Runzelform mit Rotblüte, Kleinsamigkeit mit einer besonders gearteten Glatthülse erkennen oder vermuten.

2. Für die Bastardierung gewisser kleinkörniger und großkörniger Rassen von *Ph. vulgaris*, speziell für die Bastardierungen von perlhülsiger Zucker-Reisperl (Tausend für Eine) ♀ × Anker ♂ oder Flageolet Viktoria ♂ oder einer unbekannten mittelkörnigen Vatterasse, auch für die Bastardierung Zucker-Reisperl ♀ × schwarze runde Rasse Fräulein Wallner mit Perlhülse ♂ (♂  $0,4084 \pm 0,0973$  [80];  $SG_{II}$  ex 1921  $0,1712 \pm 0,0466$  [154]), ferner für die Bastardierung rote Pariserähnliche Rasse Fräulein Bindtner ♀ × Zucker-Reisperl ♂ (♀  $0,514 \pm 0,0877$  [69];  $SG_{II}$  ex 1921  $0,3008 \pm 0,0938$  [253] — Spaltung nicht so deutlich wie im reziproken Falle), endlich für die Bastardierung Refüge (schmale längliche Bohne; 1916,  $DG = 0,283$ ) ♀ × weiße Hinrichs Riesen (bauchig, walzlich-oval; 1916,  $DG = 0,468$ ) wird das Vorkommen von Xenien, weiterhin Spaltung in der II. Samengeneration, kurz selbständige Vererbungsweise des Einzel-samengewichtes erwiesen. (Auffällige Samenvergrößerung bei Nachbau reiner kleinkörniger Rassen erweckt Verdacht auf ungewollte Bastardierung, für den Praktiker ist sie ein Reagens auf eine solche) Dieses Verhalten wird durch Ermittlung von Mittelwert und Streuung an den Elternrassen wie an den Samen verschiedener Generationen mathematisch charakterisiert, durch Tabellen und Diagramm belegt. Der rassiale Unterschied im Samengewicht bzw. der Samengröße ist auf eine Mehrzahl von Faktoren (wenigstens 2, wahrscheinlicher 3) zurückzuführen. Auch die Samenform, welche in relativer Koppelung oder Korrelation mit dem Samengewicht steht, zeigt selbständige Vererbungsweise. Der Unterschied zwischen eckiger und walzlicher Form hat anscheinend eine mindestens trifaktorielle Grundlage.

3. In der Bastardierung von glatthülsiger Zuckerperl-Perfektion und Flageolet Viktoria in beiderlei Verbindung scheint hingegen abhängige Vererbungsweise des Samengewichtes zu gelten.

4. Die Vererbungsweise der Hülseform (Schnürhülse — glattgewölbte Hülse), welche in relativer Koppelung oder Korrelation mit dem Samengewicht und der Samenform steht, läßt eine bifaktorielle Differenz erschließen.

Die Versuche werden fortgesetzt und auf das Verhalten bei reziproker Bastardierung ausgedehnt.

# Über eine teilweise geschlechtsgebundene Vererbung der Augenfarbe bei Menschen.

Von Ö. Winge.

(Eingegangen am 25. März 1921.)

## I. Einleitung.

Die Davenports-Hursts Untersuchungen über die Vererbung der Augenfarbe bei Menschen haben zu der Auffassung geführt, daß blaue Augenfarbe (simplex) rezessiv ist gegenüber brauner Farbe (duplex) und daß die Vererbung nach dem Mendelschen monofaktoriellen Schema verlaufe.

Sind beide Eltern blauäugig, d. h. fehlt das Pigment auf der Vorderseite der Iris vollständig, so sind auch alle Kinder blauäugig, während ein braunäugiger und ein blauäugiger Elter oder auch zwei braunäugige Eltern, wenn nur keiner von ihnen homozygotisch braunäugig ist, sowohl braunäugige wie blauäugige Kinder bekommen können.

Gegen diese Auffassung wendet sich H. Bryn (1920), indem er zwar in der Hauptsache zu ähnlichen Resultaten kommt, aber doch glaubt, mit völliger Sicherheit Ausnahmen von dieser Regel in seinem norwegischen Material nachgewiesen zu haben. Im ganzen untersuchte Bryn 30 Ehen zwischen Blauäugigen, und fand, daß nur in 26 davon alle Kinder blauäugig waren (nämlich im ganzen 72 Kinder), während in den 4 übrig bleibenden Ehen im ganzen 10 Kinder braunäugig und 17 blauäugig waren. Bryn zeigt indessen, daß unter den Großeltern der genannten 10 braunäugigen Kinder in allen 4 Fällen 1 oder 2 waren, welche braune Augen hatten. Er schließt hieraus (Seite 197), daß „If both parents have blue eyes while some of the grandparents have eyes with brownish pigment, some of the children (ca. 10%) will also have eyes with brownish pigment, while the rest will have blue ones“.

Die Formulierung dieser vermeintlichen Gesetzmäßigkeit ist wohl nicht besonders gelungen, denn wenn ein im allgemeinen mendelnder

Braunfaktor rezessiv auftreten kann, dann kann er natürlich kryptomer vorhanden sein in mehr als einer Generation, weshalb also auch nicht gerade die Großeltern braune Augen gehabt haben müssen, sondern vielleicht sehr viel weiter zurückliegende Ahnen. Ebenso ist auch die Gültigkeit der Angabe „ca. 10%“ höchst zweifelhaft. Eine Untersuchung der Großeltern der übrigen 26 Kindergruppen würde ja wohl sicher ergeben haben, daß auch dort bald braunäugige, bald blauäugige Großeltern vorhanden waren. Die angegebenen 10% haben, wie man leicht sieht, mit der prozentischen Häufigkeit von Braunäugigkeit bei Kindern mit blauäugigen Eltern, welche einem oder mehrere braunäugige Großeltern haben, nichts zu tun.

Dies ist indessen nur eine unrichtige statistische Formulierung, welche gar nichts zu tun hat mit der Tatsache, die Bryn nach seiner Meinung nachgewiesen hat, daß nämlich blauäugige Eltern braunäugige Kinder haben können. Ich werde später auf diese Frage zurückkommen.

In dem folgenden werde ich ganz kurz einige Untersuchungen besprechen, welche ich in den letzten Jahren ausgeführt habe.

## 2. Vorläufige Behandlung meines Materiales.

Im Jahre 1918 versandte ich einige 100 Fragebogen an Freunde und Bekannte; und an die Mitglieder von zwei dänischen naturwissenschaftlichen Vereinen. Der Fragebogen enthielt die Frage nach der eigenen Augenfarbe der Adressaten, ferner nach der Augenfarbe des Vaters und dessen Geschwister und der der Eltern des Vaters und ebenso entsprechende Frage bezüglich der Familie der Mutter, endlich Fragen nach der Augenfarbe des Ehegatten und dessen Familie, sowie nach der Augenfarbe der Nachkommen. Als Anweisung stand unter anderem auf dem Fragebogen das Folgende aufgedruckt:

„Die Augenfarben werden bezeichnet als: hellblau, mittelblau, stahlgrau (blaugrau), dunkelblau, gelbbraun, blaubraun, braungrün, dunkelbraun, schwarzbraun, rein schwarz. Soweit die Farbennuancen nicht genau bekannt sind, soll nur blau oder braun angegeben werden — für Personen unter 16 Jahren wird gebeten, das Alter anzugeben —. In vielen Fällen wird der Gefragte längst nicht alle Fragen mit Sicherheit beantworten können, es muß deshalb betont werden, daß nur sichere Antworten einen Wert haben, wo Unsicherheit besteht, wird gebeten, die Frage unbeantwortet zu lassen.“

Eine Anzahl Fragebogen blieb, wie zu erwarten war, unbeantwortet, aber viele andere waren dafür auch mit ganz besonders großer Sorgfalt ausgearbeitet. Soweit Verdacht bestand, daß einzelne Angaben ungenau seien, schrieb ich, außer in den wenigen Fällen, wo mir die Adresse nicht bekannt war, nochmal an den Betreffenden und bat um erneute Untersuchungen. Das galt besonders für die Fälle, in welchen zwei blauäugige Eltern angeblich ein oder mehrere braunäugige Kinder hatten.

Eine große Menge Angaben über die Augenfarbe von Geschwisterschaften war natürlicherweise wertlos, weil oft nur von einem oder von gar keinem Elter die Augenfarbe bekannt war. Nach einer sorgfältigen Ausscheidung von einzelnen Fragebogen mit zweifelhaften Angaben, welche sich nicht kontrollieren ließen, weil die Adresse der betreffenden Person nicht bekannt war, wurde das Restmaterial statistisch behandelt und ergab dann folgendes Resultat:

Ehen	Anzahl Kinder			
	blau	braun	graugrün bis blaugrün	im ganzen
blau $\times$ blau . . . . .	625	12	7	644
blau $\times$ braun oder um- gekehrt . . . . .	317	322	9	648
braun $\times$ braun . . . . .	25	82	—	107
im ganzen	967	416	16	1399

Wie daraus hervorgeht, habe ich die angegebenen Augenfarben in drei Gruppen geteilt, nämlich:

1. blau (simplex), welches alle die Farben umfaßt, welche als blau im engeren Sinne sowie als graublau, blaugrau und rein grau bezeichnet sind;
2. braun (d. h. duplex), welches alle diejenigen umfaßt, welche als braun, graubraun, blaubraun, graubraungrün, braungrün, grünbraun, gelbbraun und schwarz bezeichnet sind;
3. graugrüne und blaugrüne, welche, weil es für unsicher gehalten werden muß, ob sie in ihrer Gesamtheit zur Simplex- oder Duplex-Gruppe gehören (das letztere ist wohl meistens der Fall) in einer Gruppe für sich gehalten werden. Die wenigen Familien, bei welchen für die Eltern angegeben wird, daß sie blaugrüne oder graugrüne Augen haben, habe ich ganz außer Betracht gelassen.

Wir wollen jetzt untersuchen, wie weit das gefundene Zahlenverhältnis die bisher geltende Theorie stützt. Ich muß jedoch die Bemerkung vorausschieken, daß man natürlich einem Material, das mit Hilfe von ausgesendeten Fragebogen beschafft ist, die von vielen verschiedenen Personen ausgefüllt sind, nicht den gleichen Wert in allen Einzelheiten zuerkennen kann, wie dem Material, welches ein einzelner Forscher durch die eigene Untersuchung der Personen zu Wege bringen kann. Zum Teil werden sich dadurch Fehler einschleichen, daß ein Teil der Helfer nicht genau genug untersucht hat, so daß vielleicht ein ganz schwach erkennbares braunes Pigment in einem im wesentlich blauen Auge ihrer Aufmerksamkeit entgangen ist, zum Teil spielt eine andere Fehlerquelle mit, welcher auch der Untersucher ausgesetzt ist, der seine Beobachtungen selbst macht, nämlich daß in einzelnen Fällen illegitime Vaterschaft vorliegen kann. Am größten aber ist wohl die Gefahr, die darin liegt, daß die Auskunft erteilende Person in zu hohem Grad sich auf ihre Erinnerung selbst an lang abgestorbene Personen verläßt. Daß die Methode trotz alledem ihren Wert hat, wenn sie nur durch Kontrollfragen unterstützt wird, ist ganz zweifellos. Das wird ja hoffentlich sich auch durch folgende Mitteilungen ergeben.

**Ehen: blau × blau.** Nach der Theorie dürften aus solchen Ehen keine braunäugigen Kinder geboren werden. Indem ich absehe, von den sieben Kindern aus Ehen dieser Art, bei welchen die Augenfarbe als graugrün oder blaugrün bezeichnet ist und deren Wert deshalb problematisch ist, bleiben 625 blauäugige und 12 braunäugige Kinder übrig. Dieser äußerst geringe Prozentsatz (unter 2%) könnte vermuten lassen, daß es sich hier nur um falsche Angaben handelt. Ich habe indessen nach einer genauen Untersuchung keinen Zweifel mehr, daß in gewissen Fällen aber doch auch andere Verhältnisse Schuld daran sind, daß die Angaben von der Hauptregel abweichen. Wie bekannt, ist es durchaus nicht ganz selten, daß man Personen trifft, welche verschiedene Augenfarbe im rechten und linken Auge haben oder solche, bei denen die Iris einen größeren oder kleineren Sektor mit einer anderen Farbe als das übrige haben kann. Da eine Person also teilweise blauäugig, teilweise braunäugig sein kann, liegt die Möglichkeit nahe, daß eine Person, die genotypisch gesehen, einen dominierenden Braunfaktor hat, in gewissen Fällen als ganz blauäugig auftreten kann, nämlich in dem Fall, daß die Ausbildung des Pigments auf Grund eines pathologischen Zustandes in den Augen verhindert wird. Nicht bloß örtlich begrenzt, wie in dem obengenannten



Fall, sondern vollständig, so daß die Iris beider Augen blau wird. Daß ich Beispiele davon in meinem Material habe, ist zweifellos. Ich habe so zwei Beispiele dafür, daß da, wo in dem Fragebogen Angaben darüber enthalten waren, daß zwei blauäugige Eltern braunäugige Kinder hatten, es sich bei näherer Nachfrage zeigte, daß zugleich damit eine erbliche Veranlagung für abnorme Sehfähigkeit, Astigmatismus, Schwachsichtigkeit oder etwas anderes derartiges bestand. Diese Fälle waren die folgenden:

1. Im Ehepaar A waren beide Partner blauäugig und hatten 9 Kinder. Davon 5 blauäugige Töchter, 3 blauäugige Söhne und 1 braunäugigen Sohn. Bei näherer Nachfrage nach der Sehschärfe dieser Personen erhielt ich unter anderem die folgenden Aufklärungen: „Die Augen der Eltern waren hellblau mit mattem Glasglanz. Wie vermutet brauchten beide Eltern Brillen. Die Augen der Mutter waren astigmatisch und die des Vaters „fernsichtig“ und der Sohn (der braunäugige — Ö. W. —) konsultiert zurzeit Herrn Dr. A. wegen Glaucoms“. Über die anderen Geschwister habe ich keine Angaben.
2. Im Ehepaar H. waren beide Partner blauäugig. Der Mann hatte dunkelblaue, die Frau hellblaue Augen. Sie hatten 7 Kinder, nämlich 2 blauäugige Töchter, 2 blauäugige Söhne, 1 braunäugige Tochter und 2 braunäugige Söhne. Die Rückfrage nach der Sehschärfe dieser Personen ergab für den Vater, daß er „in Aalborg wegen grauen Star operiert worden war, daß er leidlich sah, aber nur mit ungewöhnlich starken Brillen und . . . daß er in den späteren Jahren sehr viel an Kopfschmerzen litt, von denen der Arzt sagte, daß sie von den Augen kämen“. Von den Kindern wird angegeben, daß 3 Söhne kurzsichtig waren, nämlich der eine braunäugige und 2 blauäugige. Der eine von den beiden letztgenannten brauchte aber eine Brille nur zum Lesen.

Man kann den Wert von solchen Beispielen natürlich nur würdigen, wenn man gleichzeitig klarstellt, in wieviel Fällen keinerlei Augenkrankheiten in Verbindung mit den genannten Ausnahmen gefunden wurden. Alles in allem habe ich 8 Angaben darüber, daß 2 blauäugige Eltern braunäugige Kinder bekommen hätten, nämlich im ganzen 12 braunäugige Kinder. Daß ich außerdem ursprünglich einige andere Angaben hatte, welche, wie spätere Untersuchungen ergaben, auf falschen Beobachtungen beruhten, interessiert uns ja in diesem Zusammenhang nicht.

In 2 von diesen 8 Fällen war mir die Adresse der betreffenden Personen nicht bekannt, weshalb keine nähere Untersuchungen vor-

genommen werden konnten. In einem Falle konnte keine weitere Aufklärung gebracht werden. In 2 von den 5 übrigbleibenden Fällen war wie gesagt eine Abnormität im Auge vorhanden, und in 3 Fällen wurde erklärt, daß bei den betreffenden Personen kein Sehfehler vorläge. Der eine von diesen 3 letztgenannten Fällen ist von besonderem Interesse und völlig klargelegt. Das soll hier des näheren besprochen werden.

Bei dem Ehepaar H., einer bekannten dänischen Familie, waren sowohl Mann wie Frau blauäugig und sie haben 12 Kinder, nämlich 7 blauäugige Töchter, 3 blauäugige Söhne und 2 braunäugige Töchter. Wenn diese letzten hier braunäugig genannt werden, so ist damit nur gesagt, daß ihre Iris ein ganz unverkennbares gelbbraunes Pigment enthielt. Bei der einen von diesen Töchtern habe ich bei persönlicher Untersuchung eine reichliche Menge etwas ungleichmäßig gelagertes braunes Pigment in beiden Augen konstatiert. Von der anderen wird gesagt: „Es ist zweifellos, daß sich dicht um die Pupille ein zusammenhängender Ring befindet, der als gelbbraun bezeichnet werden muß, außerdem finden sich namentlich auf dem linken Auge weiter außen auf der Iris einzelne größere oder kleinere gelbbraune Fleckchen oder Körnchen.“ Ihre Augenfarbe wurde im übrigen als dunkelgraugrün bezeichnet. Diese letztgenannte Tochter hat in ihrer Ehe mit einem blauäugigen Mann 6 Kinder, welche alle blauäugig sind, nämlich 1 Tochter und 5 Söhne. — Wir haben hier ein Beispiel dafür, daß Braunäugigkeit in einer einzigen Generation auftritt, ohne daß diese Eigenschaft in der vorhergehenden oder folgenden Generation gefunden wird, und ohne daß sie in Verbindung mit irgend einer Abnormität der Sehschärfe steht, also ganz als ob die Graüaugigkeit rezessiv gegenüber der Blauäugigkeit sein könnte.

Ich glaube die Erklärung darin sehen zu müssen, daß der eine Elter in dieser Ehe H. genotypisch braunäugig gewesen sein muß, aber gleichzeitig eine pigmenthemmende Anlage gehabt haben muß, welche freilich hier nicht wie sonst eine Abnormität in der Sehschärfe mit sich brachte. Daß die eine von den braunäugigen Töchtern lauter blauäugige Kinder, 5 Söhne, 1 Tochter, bekommt, wird verständlich für den Fall, daß hier eine geschlechtsgebundene Vererbung mitspielt, so wie ich sie später nachweisen werde.

Ein interessantes Beispiel einer Vererbung von einem einseitigen Sehfehler durch vier Generationen zum Teil in Verbindung mit Pigmenthemmung habe ich von Herrn Kapitän N. Koefoed-Jensen. Einer von Herrn K.-J.s wirklichen Ahnen hatte ein blaues und ein braunes

Auge (das blaue nur mit geringer Sehschärfe). Die Tochter dieser Frau hatte stahlblaue Augen (das eine blind), deren eine Tochter, von der angegeben wird, sie habe katzengraue Augenfarbe, hatte ebenfalls nur geringe Sehschärfe auf dem einen Auge, während ihre Schwester stark kurzsichtig ist. Endlich in der vierten Generation findet sich ebenfalls eine Frau mit blaugrauen Augen, deren eines Auge astigmatisch ist, während ihre drei Geschwistern normale Sehschärfe haben.

Wir können also zusammenfassend sagen, daß in ganz vereinzelt Fällen Abweichungen von der Regel, daß 2 blauäugige Eltern nur blauäugige Kinder bekommen können, gefunden worden sind und daß diese Ausnahmen zurückzuführen sind auf das Vorhandensein von anderen pigmenthemmenden Erbfaktoren und ganz speziell gelegentlich von solchen, welche Abnormitäten der Sehschärfe bedingen.

**Ehen blau  $\times$  braun oder umgekehrt.** Wieviel braun- oder blauäugige Kinder man in solchen Ehen erwarten kann, beruht darauf, wieviele von den braunäugigen Eltern homozygotisch und wieviele heterozygotisch braunäugig sind, und dies hängt wieder zusammen mit dem Mengenverhältnis von braunäugigen und blauäugigen Menschen in der Bevölkerung. Da die braunäugigen Personen in Dänemark sehr stark in der Minderzahl sind, wovon man einen deutlichen Eindruck bekommt, wenn man in Tabelle 1 die Anzahl der Kinder von drei blauäugigen Eltern vergleicht mit der Anzahl der Kinder von zwei braunäugigen Eltern, so können nur ganz wenig Personen homozygotisch braunäugig sein. Sicher unter 3% der ganzen Bevölkerung. Wie man dieses leicht berechnen kann, soll am Schlusse dieses Kapitels beschrieben werden.

Die allermeisten braunäugigen Personen (über 90%) sind also heterozygotisch braunäugig und deshalb muß erwartet werden, daß Ehen zwischen blau- und braunäugigen Personen etwas unter 50% blauäugige und etwas über 50% braunäugige Kinder geben. Wie die genannte Tabelle 1 zeigt, wurden in meinem Material 317 blauäugige und 322 braunäugige Kinder in diesen Ehen gefunden. Man kann also gewiss nicht sagen, daß das Ergebnis der Kombination blau  $\times$  braun nicht in Einklang stünde mit dem was man auf Grund der heute geltenden Theorie erwarten muß.

**Ehen braun  $\times$  braun.** Da wir, wie gesagt, hier zu Lande finden, daß über 90% der Braunäugigen heterozygotisch sind, müßten demnach

Ehen zwischen 2 braunäugigen für gewöhnlich 3 braunäugige Kinder auf 1 blauäugiges geben. Die wenigen homozygotischen Ehen müßten natürlich lauter braunäugige Nachkommen ergeben. Deshalb müßte zunächst erwartet werden, daß etwas unter 25% der Kinder aus diesen Ehen braun  $\times$  braun blauäugig und etwas über 75% braunäugig sein müssen. Auch dieses stimmt vollständig mit dem gefundenen Zahlenverhältnis, indem, wie Tabelle 1 zeigt, 25 blauäugige und 82 braunäugige Kinder in diesen Ehen gefunden wurden.

Alles in allem muß also zugegeben werden, daß die gefundenen Verhältnisse nach dieser summarischen Betrachtung mit der heute geltenden Theorie der Vererbung bei den Augenfarben so gut übereinstimmt, als man es überhaupt bei der Größe und dem anzunehmenden Wert des Materials erwarten kann. Es scheint aber zweifellos, daß gelegentlich andere pigmenthemmende Faktoren sich finden, die sich oft als pathologische Zustände im Auge äußern, und welche die Regel durchbrechen, daß zwei blauäugige Eltern stets blauäugige Kinder bekommen.

Bevor ich dazu übergehe, nachzuweisen, daß trotzdem die Theorie nicht stichhaltig ist, dürfte es von Interesse sein, eine kleine mathematische Formel anzugeben, die ich aufgestellt habe und welche oft auch für andere bei ähnlichen statistischen Erbliehkeitsuntersuchungen von Nutzen sein kann:

**Eine Formel.** Wenn man es in einer Population mit erblichen Eigenschaften zu tun hat, die auf einem einzelnen spaltenden Grundunterschied beruhen und wo volle Dominanz vorliegt, so wie man es gerade für die Vererbung der Augenfarbe bei Menschen annimmt, findet man wie bekannt nur zwei Typen, in unseren Beispielen braunäugige und blauäugige. Vom Standpunkt der Vererbungslehre aus können allerdings die Individuen, welche die dominierende Eigenschaft zeigen, in zwei Gruppen geteilt werden, in Homozygoten und Heterozygoten, welche aber äußerlich nicht zu unterscheiden sind. Sehr oft hat es ein Interesse zu wissen, wieviel Prozent wahrscheinlich der einen und wieviel der anderen Gruppe angehören. Unter der Voraussetzung, daß bei der Kreuzung zwischen den Individuen keine Wahl stattfindet, — wenn also in unseren Beispielen nicht immer gerade braunäugige sich mit blauäugigen verheiraten usw. —, kann man eine leicht verwendbare Formel aufstellen, welche den wahrscheinlichen Prozentsatz der homozygotischen Dominanten in der Population direkt angibt.

Gegeben sei in der Population:

$a\%$  von dem rezessiven Typ, ergo  $100 - a\%$  von dem dominierenden Typ.  
 $100 + a \div 20 \vee a$  wird dann der Prozentsatz von homozygotischen dominanten Individuen in dieser Population sein.

$20 \vee a \div 2 a$  wird den Prozentsatz der heterozygotischen dominierenden Individuen darstellen.

In Tabelle 1 finden wir  $416 = 30,1\%$  braunäugige und  $967 = 69,9\%$  blauäugige.

$a = 69,9$  ergibt ca.  $2,7\%$  homozygotische Braunäugige.

Die folgende Skala ergibt einen guten Eindruck davon, wie der Prozentsatz von homozygotisch dominierenden Typen in einer gut gemischten Population sich verhält zu dem Prozentsatz von dem rezessiven Typ und ebenso von dem heterozygotischen dominierenden Typ.

In einer Population mit:

0% rezessive sind			100% homozyg. dom.			0% heterozyg. dom.		
1	"	"	81	"	"	18	"	"
4	"	"	64	"	"	32	"	"
9	"	"	49	"	"	42	"	"
16	"	"	36	"	"	48	"	"
25	"	"	25	"	"	50	"	"
36	"	"	16	"	"	48	"	"
49	"	"	9	"	"	42	"	"
64	"	"	4	"	"	32	"	"
81	"	"	1	"	"	18	"	"
100	"	"	0	"	"	0	"	"

Es geht daraus hervor, was ja im übrigen nichts neues ist, daß der heterozygotische dominierende Typus höchstens  $50\%$  der Population ausmachen kann und daß diese prozentische Häufigkeit sinkt, sei es wenn der rezessive Typus, sei es wenn der dominierende Typus an Zahl zunimmt. Es dürfte überflüssig sein zu bemerken, daß die oben gegebene beispielsweise Berechnung von homozygotischen braunäugigen falsch wird (nämlich noch kleiner ist), wenn, wie in dem folgenden Abschnitt gezeigt wird, noch ein neuer Faktor für Braunäugigkeit eingeführt werden muß.

### 3. Über einen geschlechtsgebundenen Faktor.

Was mich veranlaßte, näher auf eine Analyse meines Materials einzugehen, war der Umstand, daß man in der Literatur es als eine

ganz durchgehende Regel angegeben findet, daß die prozentische Häufigkeit von Braunäugigen stets bei den Frauen größer ist als bei den Männern.

Sören Hansen (1909) gibt es auf Grund einer Untersuchung des statistischen Laboratoriums der Kopenhagener Universität vom Jahre 1893, die ca. 300 000 Schulkinder umfaßte, an, daß ein Unterschied besteht in dem durchschnittlichen Pigmentierungsgrad der Augen von Knaben und Mädchen. Nachdem er gezeigt hatte, daß der Pigmentierungsgrad, der nach einer Zahlenskala bewertet ist, mit dem Alter zunimmt, schreibt er (Seite 304): „Soweit dieser Unterschied zwischen der Pigmentierung der Knaben und Mädchen als wirklich bestehend angesehen werden darf, was ja in bezug auf die Augen zweifellos der Fall ist, liegt es nahe, ihn in Verbindung zu setzen mit der rascher verlaufenden Entwicklung der Mädchen, und die Verhältnisse könnten also so ausgelegt werden, daß die Haare und Augen der Knaben ganz allgemein den gleichen Pigmentierungsgrad haben wie bei zwei Jahre jüngeren Mädchen, aber hierzu muß noch bemerkt werden, daß dieser Unterschied nicht als ein sekundärer Geschlechtscharakter betrachtet werden darf, nachdem durch übereinstimmende Untersuchungen in anderen Ländern (Beddoe, Pfitzner) festgelegt ist, daß der Unterschied bei Erwachsenen bedeutend größer ist als bei Kindern. Die Ablagerung von Pigment geht mit anderen Worten bei Frauen bedeutend weiter als bei Männern und wird bis in ein verhältnismäßig hohes Alter fortgesetzt.“

Sören Hansen findet, daß auf 1000 Knaben und Mädchen im Alter von 6—14 Jahren das Verhältnis folgendes ist:

	Knaben	Mädchen	
blaue Augen . . . . .	628	621	1249
braune Augen . . . . .	372	379	751
	1000	1000	2000

Der Unterschied ist hier nicht groß, aber da das Material an sich kolossal ist, so ist der Unterschied unzweifelhaft und außerdem handelt es sich hier noch um Kinder, bei denen der Unterschied weit weniger in die Augen fallend ist. Im übrigen soll bemerkt werden, daß die Fragebogen, welche ausgesandt wurden, nicht die Bezeichnung braune und blaue Augen führten, sondern „helle“, „mittel“ und „dunkle“ Augen. Eine begleitende Erklärung gab jedoch den Untersuchern (Lehrern)

nähere Anleitung, aus der hervorging, daß die als „mittel“ und „dunkel“ bezeichneten Augen alle braunes Pigment enthalten müßten, während unter „hellen“ Augen fast nur die blauen Augen zu verstehen seien, das aber auch hellgrünliche Augen unter diese Gruppe zu rechnen seien.

Deutlicher geht der Unterschied in der prozentischen Häufigkeit der Braunäugigen unter den Männern und Frauen aus folgenden Statistiken hervor.

Lundborg (1920) macht für Schweden folgende Angaben:

	Männer		Frauen	
	hell	dunkelmeliert und braun	hell	dunkelmeliert und braun
	%	%	%	%
Schweden in Wärmland . . . . .	79,0	21,0	71,4	28,6
Finnen in Norbotten . . . . .	74,3	25,7	62,0	38,0
Lappen . . . . .	26,6	73,4	20,3	79,7
Seminaristen . . . . .	81,6	18,4	79,4	20,6
Taberkulose Patienten				
15—24 Jahre . . . . .	75,4	24,6	69,7	30,3
25—49 Jahre . . . . .	76,6	23,4	70,3	29,7
Landstreicher, Sträflinge und Ver- wahrloste, 15—24 Jahre . . . . .	79,1	20,9	72,6	27,4

Lundborg berichtet weiter über die Untersuchung von anderen. So schreibt er (Seite 165): „Gelppe gibt für die Karlsruher Volksschulkinder 37% dunkeläugige Knaben und 45% dunkeläugige Mädchen an. Wiazemsky findet unter den Knaben und Jünglingen zwischen 10 bis 18 Jahren in Bulgarien 62%, unter den Mädchen im selben Alter 74% braunäugige. Elkind gibt für polnische Juden (erwachsene Personen) 49% (bei Männern) resp. 53,6% (bei Frauen) an.“

Seite 168 sagt Lundborg: „Die Anzahl der Braunäugigen unter schwedischen Militärpflichtigen (44935 Soldaten) ist 4,5%“. Hier rechnet er jedoch die „dunkelmelierten“ nicht mit. Seite 176: „Hätten wir Gelegenheit eine ebenso große Anzahl gleichalteriger Frauen zu untersuchen, würden wir bestimmt finden, das wenigstens 6% braune Augenfarbe haben. Analogieschlüsse zwingen uns zu einer solchen Annahme.“

Halfdan Bryn (1920) untersuchte 834 Individuen in Selbu und Tydalen in Norwegen. Teilte er sein Material in zwei Teile nach dem Alter der Personen, über und unter 16 Jahr, so fand er folgendes:

	Männer		Frauen	
	hell	dunkel	hell	dunkel
Selbu				
unter 16 Jahren . . . . .	63,9	36,1	56,9	43,1
über 16 Jahre . . . . .	63,0	37,0	49,3	50,7
Tydalen				
unter 16 Jahren . . . . .	53,6	46,4	51,8	48,2
über 16 Jahre . . . . .	49,4	50,6	36,5	63,5

Da der Verfasser (Seite 188) hinzufügt: „Concerning the eye colour it is reasonably safe to assume that no mistakes are done in grouping the children in „simple“ and „double“ eyed when two or three years old“ — muß also wohl auch ein großer Teil von den von ihm untersuchten Personen unter 16 Jahren noch unter zwei Jahren alt gewesen sein, denn es ist doch ein deutlicher Unterschied im Prozentsatz der beiden Farbenklassen zwischen seinen „Kindern“ (unter 16 Jahren) und „Erwachsenen“ (über 16 Jahren), oder es muß auch ein Teil von den blauäugigen Kindern gestorben sein, namentlich von den blauäugigen Mädchen. Denn eine Verschiebung in Richtung auf Blauäugigkeit von der einen Generation auf die andere kann in diesen Gegenden ganz bestimmt nicht durch Neueinwanderung hervorgerufen sein.

Wie aus den oben zitierten Angaben hervorgeht, ist also der Prozentsatz der braunäugigen Frauen und Kinder größer als der braunäugigen Männer. Man muß also da fragen, wie weit diese Tatsache mit der Anschauung in Einklang zu bringen ist, daß das Eigenschafts-paar Braunäugigkeit-Blauäugigkeit nach dem einfachen Mendelschen Schema spaltet. Daß diese beiden Dinge sich nicht ohne weiteres vereinigen lassen, ist wohl klar, und falls diese Verhältnisse überhaupt erklärbar sind, ohne daß man geschlechtsbegrenzte Vererbung in Betracht zieht, so besteht zunächst nur der einzige Ausweg, daß die Sterblichkeit bei den blauäugigen Frauen in der Wachstumsperiode größer ist als bei den braunäugigen oder aber, daß die Sterblichkeit bei den braunäugigen Männern größer ist als bei den blauäugigen.

Soweit mir bekannt ist, liegt aber nichts vor, was zu der Anschauung berechtigt, daß in dieser Hinsicht ein Unterschied zwischen Mann und Frau besteht, wenn auch von Zeit zu Zeit Statistiken aufgestellt wurden, die einen Unterschied im Sterblichkeitsprozent der



dunklen und der hellen Personen im allgemeinen aufweisen. Ob diese Statistiken zuverlässig sind, weiß ich nicht.

Unter allen Umständen kommt man mit Naturnotwendigkeit dazu, eine erblich verschiedene Lebenstüchtigkeit zwischen den braunäugigen und blauäugigen Individuen oder den entsprechenden Gameten zu vermuten. Bei Betrachtung meiner untenstehenden Statistik wird man aber zu einer bestimmteren Auffassung gezwungen.

Wie früher angegeben fanden sich in meinem Material 648 Personen deren Eltern verschiedene Augenfarbe hatten, in denen entweder der Vater braun und die Mutter blau war oder umgekehrt. 317 von diesen Personen hatten blaue Augen, 322 braune, während 9 unsicher waren. Teilt man indessen das Material in zwei Gruppen, danach ob der Vater oder die Mutter der braunäugige Partner war, so bekommt man ein wesentlich verschiedenes Resultat, wie die nachstehenden Tabellen zeigen.

Tabelle 2.

Augenfarbe der Kinder	Mutter blau $\times$ Vater braun		Zusammen
	Söhne	Töchter	
blau . . . . .	63	50	113
braun . . . . .	65	81	146
graugrün, blaugrün . . . . .	4	2	6
	132	133	265

Tabelle 3.

Augenfarbe der Kinder	Mutter braun $\times$ Vater blau		Zusammen
	Söhne	Töchter	
blau . . . . .	101	103	204
braun . . . . .	87	89	176
graugrün, blaugrün . . . . .	—	3	3
	188	195	383

Die Tabellen sprechen für sich selbst, aber ich will doch den Unterschied dahin festlegen, daß, wenn der Vater der braunäugige Partner ist, daß dann die Anzahl der braun- und blauäugigen Söhne ungefähr gleich groß ist, während unter den Töchtern vielmehr Braunäugige als Blauäugige sind. Ist die Mutter der braunäugige Partner, so finden wir sowohl bei den

Söhnen wie bei den Töchtern einen Überschuß von Blauäugigen. Die Zahlen sind gewiß groß genug, daß keine Zufälligkeiten an diesem charakteristischen Unterschied Schuld sein können und insofern kann das Resultat nicht wundern, als der Unterschied in der Häufigkeit von braunäugigen Frauen und Männern irgendwie eine natürliche Erklärung haben muß.

Die Tabellen zeigen deutlich, daß Ehen, in welchen der Mann der braunäugige Partner ist, viel seltener sind als solche, in welchen es die Frau ist. Es sind 265 bzw. 383 Kinder aus den entsprechenden Ehen geboren, d. h. aus resp. 65 und 91 Ehen.

Ganz allgemein würde man wohl aus den Tabellen schließen, daß ein Teil von den 81 braunäugigen Töchtern in Tabelle 2 eigentlich hätten blauäugig sein müssen und vielleicht nur phänotypisch braunäugig sind. Falls diese Ansicht zulässig ist, würde auch das Resultat in Tabelle 3 verständlich sein, denn wenn ein Teil der braunäugigen Frauen genotypisch blauäugig war, mußte natürlich ein Teil der Ehen: Mutter braun  $\times$  Vater blau blauäugige Nachkommen geben, weshalb blauäugige Kinder, wie das auch der Fall ist, in der Überzahl sein müssen.

Eine solche „Erklärung“ wäre jedoch nicht befriedigend, denn die Konsequenz davon wäre, daß die Augenfarbe nur in einer ganz uneigentlichen Hinsicht genotypisch bestimmt sei, und eine solche Annahme liegt den Vererbungsforschern, die andere Untersuchungen im Auge haben, doch wohl fern.

Wir müssen uns daher umsehen nach einer Theorie, die in Einklang ist mit der Anschauungsweise der Vererbungsforschung, und daß eine solche gefunden werden kann, wird aus dem folgenden hervorgehen.

Wie bekannt, findet man beim Menschen geschlechtsgebundene Vererbung, durch welche der Mann sich als heterozygotisch für die geschlechtsgebunden vererbten Eigenschaften erweist, für welche (z. B. Rot-grün—Farbenblindheit, Bluterkrankheit) gilt, daß für gewöhnlich nur Männer die Eigenschaft zeigen, während die Frauen sie übererben können, ohne sie selbst zu zeigen. In Einklang hiermit steht, daß Winiwarter beim Mann 47 Chromosomen gefunden zu haben glaubt, woraus geschlossen werden kann, daß die Frau 48 haben muß. Der Mann hat also ein Geschlechtschromosom (XO), die Frau zwei (XX). In Einklang damit bildet der Mann zweierlei Art Geschlechtszellen, nämlich solche mit 23 Chromosomen und solche mit  $23 + 1$  Chromosomen, während die Frauen nur einerlei Sorten Eier bilden, nämlich solche mit  $23 + 1$  Chromosomen.

Die Theorie, mit deren Hilfe ich die Erblchkeitsverhältnisse der Augenfarbe erklären will, ist die, daß wir es mit 2 Faktoren zu tun haben, von denen der eine in Übereinstimmung mit der Annahme der früheren Forscher seinen Sitz hat in einem Autochromosomen-Paar und deshalb gewöhnliche Mendel'sche Spaltungen zeigt, während der andere, neueingeführte Faktor, seinen Sitz in den Heterochromosomen hat und dementsprechend geschlechtsgebundene Vererbung zeigt. Der eine Faktor, den ich **B** heiße (Allelomorph: **b**) ist der dominierende Braunfaktor im Autochromosomenpaar, der andere, den ich **W** heiße (Allelomorph: **w**), ist der in den Geschlechtschromosomen sitzende gleichfalls dominierende Braunfaktor. Beide Faktoren, jeder für sich oder beide zusammen bewirken pigmentierte Augen (duplex) bei Männern wie bei Frauen. Hierbei ist nun nichts an und für sich merkwürdiges, aber was ich weiterhin annehmen muß ist, daß **bW**-Eier nicht existenzfähig sind, daß also alle **bW**-Gameten bei der Frau eliminiert werden. Mit Hilfe dieser Voraussetzungen können die Verhältnisse erklärt werden, oder ich will lieber sagen mit dieser letzten Voraussetzung, denn daß geschlechtsgebundene Vererbung stattfindet, ist keine freie Annahme, sondern ein unzweifelhaftes Ergebnis der Untersuchungen über die reziproken Verbindungen.

Wir wollen einmal sämtliche mögliche sich aus obenstehender Theorie ergebende Konstellationen betrachten:

Männer		Frauen	
BBWO	braunäugig	BBWW	braunäugig
BbWO		BbWW	
BBwO		BBWw	
BbwO		BBww	
		BbWw	
		Bbww	
bbwO	blauäugig	bbWw	blauäugig
		bbww	

Es gibt danach 5 Formeln für Männer, davon 4 braun und 8 Formeln für Frauen, wovon 7 braun ergeben. Daß die Formel **bbWO** bei Männern nicht existieren kann, ist eine Folge meiner obengenannten Annahme, wonach **bW**-Eier nicht lebensfähig sind, denn zu der Bildung der Zygote **bbWO** ist außer einem männlichen Gamet **bO** auch ein weiblicher **bW** nötig. Aus demselben Grund können auch keine **bbWW**-Frauen existieren. Wenn wir jetzt einige Berechnungen ausführen, um zu kontrollieren, wie weit die Theorie mit dem tatsächlich gefundenen Verhältnis übereinstimmt, müssen wir uns daran erinnern, daß ja oben

gezeigt ist, daß braunäugige Personen in Dänemark fast stets heterozygotisch braunäugig sind. Um die Berechnungen nicht allzu groß zu machen, können wir uns wohl erlauben, ohne zu riskieren, die Zahlenverhältnisse in wesentlichem Grad zu verschieben, nur die Resultate der Kreuzungen zwischen den heterozygotischen Typen zu betrachten und ganz abzusehen von denen, die den einen oder auch beide Faktoren doppelt zur Stelle haben. Dieser Fehler, den wir hierdurch in die Berechnung einführen, wird uns eine ganz wenig zu geringe Zahl von braunäugigen Personen in der Nachkommenschaft geben, aber es handelt sich nur um wenige Prozent. Wir betrachten also nur die folgenden Typen:

Männer:		Frauen:	
BbWO	} braunäugig	BbWw	} braunäugig
BbwO		Bbw w	
		bbWw	
bbwO	blauäugig	bbw w	blauäugig.

Wir versuchen zuerst das Aussehen der Nachkommenschaft bei der Kombination braunäugiger Männer und blauäugiger Frauen zu berechnen. Die braunäugigen Männer sind von zwei Typen, BbWO und BbwO, also teils solche mit, teils solche ohne den W-Faktor. Die Berechnungen, welche ich ausgeführt habe, ergeben, daß der W-Faktor offenbar nur bei den wenigsten braunäugigen Männern vorhanden ist, nämlich bei ziemlich genau 20%, welche also die Formel BbWO haben. Der Rest, ca 80% hat die Formel BbwO.

In der untenstehenden Aufstellung, Tabelle 4, ist die Formel für die Gameten-Typen und ihrer Anzahl eingeführt, die bei dieser Kreuzung in Funktion sein werden und ebenso auch die Formel der Nachkommen-Individuen:

Tabelle 4.

$$\text{Braun } \sigma^7 \begin{cases} \text{BbWO} & \text{— } 20\% \\ \text{BbwO} & \text{— } 80\% \end{cases} \times \text{blau } \varnothing \text{ bbw w — } 100\%.$$

20 BbWO	80 BbwO	♂-Gameten	♀-Gameten 100% bw	
5	—	BW	5 BbWw	= 5 braune
5	20	BO	25 BbwO	= 25 braune
5	—	bW	5 bbWw	= 5 braune
5	20	bO	25 bbwO	= 25 blaue
—	20	Bw	20 Bbw w	= 20 braune
—	20	bw	20 bbw w	= 20 blaue

Zusammengefaßt sollte die Kreuzung geben:

	♂	
blau . . . . .	25	20
braun . . . . .	25	30

Die Übereinstimmung mit dem tatsächlichen Befund ergibt sich aus dem folgenden:

	blau	braun	blau	braun
gefunden . . . . .	63	65	50	81
theoretisch erwartet . . . . .	64	64	52,4	78,6

Wie sich daraus ergibt, stimmen die theoretisch erwarteten Prozentzahlen gut überein mit den faktisch gefundenen.

Wir versuchen (siehe Tabelle 5) weiter, eine ähnliche Berechnung für die reziproke Kreuzung durchzuführen, indem wir durch die obenstehende Tabelle 4 Aufklärung über die relative Häufigkeit der verschiedenen Formeln braunäugiger Frauen bekommen haben:

Tabelle 5.

Braun ♀ { BbWw (5 ⇒ 16,67%)  
bbWw (5 ⇒ 16,67%) × blau ♂ bbwO — 100%.  
Bbww (20 ⇒ 66,67%)

16,67 BbWw	16,67 bbWw	66,67 Bbww	♀- Gameten	♂-Gameten	
				50% bw	50% bO
5,56	—	—	BW	2,78 BbWw	2,78 BbWO = 5,56 braun
5,56	—	33,33	Bw	19,45 Bbww	19,45 BbwO = 38,89 braun
5,56	16,67	33,33	bw	27,78 bbww	27,78 bbwO = 55,56 blau.

In Tabelle 5 ist in Betracht gezogen worden, daß die bW-Eier nicht existieren können, es werden also nur zwei verschiedene Arten Eier, nämlich BW, Bw und bw mit der prozentischen Häufigkeit gebildet, welche Tabelle 5 zeigt. Es geht aus der Tabelle hervor, daß 5,56 + 38,89% braunäugige (ebenso viele Männer wie Frauen) und 55,56% blauäugige (ebenso viele Männer wie Frauen) entstehen müssen oder mit anderen Worten:

	♂	♀
blau . . . . .	27,78	27,78
braun . . . . .	22,22	22,22

Die Übereinstimmung mit dem tatsächlichen Befund ergibt sich aus dem folgenden Schema:

	♂		♀	
	blau	braun	blau	braun
gefunden . . . . .	101	87	103	89
theoretisch . . . . .	104,5	83,5	106,7	85,3

Auch hier zeigt sich, daß die faktisch gefundenen Zahlen übereinstimmen mit denen infolge meiner Theorie erwarteten. Sowohl hier wie bei der reziproken Kreuzung sind faktisch gefunden etwas mehr braun-äugige Personen als berechnet. Da wir indessen die wenn auch nur wenig zahlreichen homozygotisch braunäugigen Individuen ausgeschlossen haben, ist es nur ganz natürlich, daß die Abweichung in dieser Richtung geht.

Wollen wir endlich kontrollieren, was die Kreuzung braun  $\times$  braun nach der Theorie geben soll, finden wir das, indem wir die folgende Kombination berechnen:

Tabelle 6.

$$\text{Braun } \sigma \left\{ \begin{array}{l} BbWO - 20\% \\ BbwO - 80\% \end{array} \right. \times \text{braun } \varnothing \left\{ \begin{array}{l} BbWw - 16,67\% \\ bbWw - 16,67\% \\ Bbw w - 66,67\% \end{array} \right.$$

♂-Gameten	♀-Gameten (in %)		
	5,56 BW	38,89 Bw	55,56 bw
5 BW	0,28 BBWW	1,94 BBWw	2,78 BbWw
25 BO	1,39 BBWO	9,72 BBwO	13,89 BbwO
5 bW	0,28 BbWW	1,94 BbWw	2,78 bbWw
25 bO	1,39 BbWO	9,72 BbwO	13,89 bbwO
20 Bw	1,11 BBWw	7,78 BBww	11,11 Bbww
20 bw	1,11 BbWw	7,78 Bbww	11,11 bbww

Hieraus ergibt sich durch Zusammenzählung jeweils der braun-  
äugigen und der blauäugigen:

	♀		
blau . . . . .	13,89	11,11	25
braun . . . . .	36,11	38,89	75
	50	50	100

also:

	♂		♀	
	blau	braun	blau	braun
gefunden . . . . .	15	42	10	40
theoretisch erwartet (unter 57 ♂♂ u. 50 ♀♀)	15,8	41,2	11,1	38,9

Die Übereinstimmung ist auch hier beinahe merkwürdig gut, so daß wir sagen müssen, daß die Theorie, falls sie im übrigen überhaupt annehmbar erscheint, schon wegen dieser guten Übereinstimmung sehr viel Wahrscheinlichkeit für sich hat.

Ich will jedoch aussprechen, daß ich den Wert der Theorie noch nicht für endgültig sichergestellt halte, was die Einzelheiten angeht, die Theorie ist „künstlich“ angepaßt an das mir vorliegende Material. Aber das kann nach der Natur der Sache nicht anders sein. Es dürfte doch wohl nicht schwierig sein, den Wert meiner Resultate durch eine ähnliche Untersuchung wie die von mir vorgenommene zu kontrollieren, speziell über die Nachkommenschaft von Eltern mit verschiedener Augenfarbe. Augenärzte würden z. B. es leicht haben, ein in dieser Hinsicht wertvolles Material zu sammeln.

Nach dem auf Seite 58 näher besprochenen Beispiel zu schließen, wo unter 12 Kindern von 2 blauäugigen Eltern 2 Töchter braunes Pigment in den Augen hatten, ist es wahrscheinlich der geschlechtsgebundene W-Faktor, welcher dieses Augenpigment hervorrief, weil die eine von diesen Töchtern, wahrscheinlich von der Formel bbWw, in ihrer Ehe mit einem blauäugigen Mann 6 Kinder hat, die alle blauäugig sind. Eine Frau von der genannten Formel wird nur bw-Eier produzieren, weil die bw-Eier wie gesagt lebensunfähig sind.

Wie man sieht, ändert meine Theorie nichts Wesentliches an dem ursprünglich von Hurst und Davenport angenommenen Verhältnis, daß Blauäugigkeit (Simplex) rezessiv ist gegenüber Braunäugigkeit (Duplex). Nur werde ich gezwungen, außerdem mit einem geschlechtsgebundenen Braun-Faktor zu rechnen, zur Erklärung der verschiedenen Häufigkeit von Braunäugigkeit unter Männern und Frauen, und zur Erklärung davon, daß die reziproken Kombinationen von Eltern mit verschiedener Augenfarbe verschiedene Resultate geben.

Auch nach dieser Theorie müssen 2 blauäugige Eltern nur blauäugige Kinder bekommen, und wenn ich in meinem Material habe zeigen können, daß unter den wenig sicheren Fällen, wo die Regel nicht Stich hält, die Abweichung wenigstens zum Teil auf Abnormitäten im Bau des Auges zurückführbar ist, und daß es nur bei zwei Familien möglich war Sicherheit zu gewinnen, daß keine Augenkrankheit Schuld an der Ausnahme von der Regel war, so habe ich keine Zweifel, daß man mit Recht sagen kann, daß 2 blauäugige Eltern nur blauäugige Kinder bekommen, außer wenn einer von den Eltern oder auch beide pathologisch sind, was gewöhnlich mit unnormaler Sehschärfe äußert.

Es bleiben jetzt noch Bryn's früher besprochene 4 Fälle übrig, bei denen blauäugige Eltern braunäugige Kinder haben. In diesen Fällen ist nichts bekannt über die Sehschärfe. Daß Bryn findet, daß in 4 von 30 Ehen zwischen zwei blauäugigen Menschen braunäugige Kinder geboren wurden, steht im Widerspruch zu den Ergebnissen der anderen Untersucher, und es wäre wohl wert, die Sache weiter zu verfolgen, um zu konstatieren, ob in den norwegischen Dörfern, wo Bryn seine Untersuchungen vorgenommen hat, vielleicht ganz allgemein andere erbliche Anlagen auftreten, welche die Augenfarbe beeinflussen, oder ob es sich auch hier nur um seltene Phänomene handelt, welche wohl als pathologisch angesehen werden können.

Bemerken möchte ich jedoch, daß ich mir natürlicherweise ganz klar darüber bin, daß die Bezeichnung der seltenen Personen, die sich anders verhalten, als pathologisch, keine zufriedenstellende Erklärung der Natur dieser Ausnahmen gibt. Es besteht zum Teil die Möglichkeit, daß eine reine physische Einwirkung während der Entwicklungsperiode die Pigmentbildung in einem genotypisch braunen Auge hindern kann — und zum Teil besteht auch die Möglichkeit, daß irgend etwas Erbliches der Abweichung zugrunde liegen kann. Vielleicht sind beide Möglichkeiten in der Natur verwirklicht; und namentlich geht ja aus meinen Fällen hervor, daß erbliche Abnormitäten der Sehschärfe die



Pigmentbildung hemmen können. Dieser letztere Umstand kompliziert die Sachlage, indem ja dadurch gezeigt ist, daß außer den beiden hier in Betracht gezogenen Faktorenpaaren, von denen das eine seinen Sitz in einem Autochromosomenpaar, das andere im Geschlechtschromosomen hat, man auch noch mit anderen Faktoren rechnen muß, die freilich viel seltener vorkommen, speziell mit solchen, welche die Sehschärfe beeinflussen.

Wie man weiß, hat die Frage nach den Erblichkeitsverhältnissen der Augenfarben eine gewisse praktische Bedeutung, nämlich da, wo es sich darum handelt, ein Vaterschaftsverhältnis festzustellen. Wenn auch nach den vorliegenden Untersuchungen wir keinen Grund haben, glattweg zu verneinen, daß blauäugige Eltern ein braunäugiges Kind bekommen können, so ergibt sich doch auf der andern Seite, daß, wenn beide Eltern normale Sehfähigkeit haben, braunäugige Kinder von blauäugigen Eltern so äußerst selten vorkommen, daß man doch sagen muß, daß die Kenntnis der Vererbungsgesetze der Augenfarbe einen bedeutenden praktischen Wert in Paternitätssachen hat.

Ich danke dem Carlsbergfonds, der mich instand gesetzt hat, die vorliegenden Untersuchungen auszuführen. Fernerhin danke ich den vielen Personen, welche sich die Mühe gemacht haben, die Fragebogen auszufüllen, welche die Grundlage für meine Arbeit bilden, und meine weiteren an sie gerichteten Fragen zu beantworten, und schließlich danke ich Herrn stud. mag. Bengt E. Dahl, der mir bei der statistischen Bearbeitung der ausgefüllten Fragebogen behilflich gewesen ist.

### **Zusammenfassung.**

Rund 1400 Individuen und deren Eltern geben die Grundlage für die vorliegenden Untersuchungen. Während die Hauptregel lautet, daß blaue Augenfarbe (simplex) rezessiv ist gegenüber braun (duplex), gibt es doch hie und da Ausnahmen von der Regel, daß zwei blauäugige Personen immer blauäugige Kinder bekommen. Diese Ausnahmen rühren daher, daß bei einem der blauäugigen Eltern eine pigmenthemmende Anlage vorhanden ist, ganz speziell gelegentlich ein Faktor, der außer in der Pigmenthemmung sich auch noch in der Sehfähigkeit des Individuums bemerkbar macht.

Der Umstand, daß Braunäugigkeit überall häufiger bei den Frauen als bei den Männern vorkommt, rührt daher, daß außer dem längst bekannten mendelnden Faktor für die Augenfarbe (B) es noch einen

andern dominierenden Braunfaktor (**W**) gibt, der geschlechtsgebunden vererbt wird. In Übereinstimmung mit dieser Annahme haben Ehen zwischen blauäugigen Frauen und braunäugigen Männern Nachkommen von einer ganz andern Zusammensetzung als die reziproke Verbindung. Im ersten Fall ergeben sich in meinem Material gleich viel braun- und blauäugige Söhne, aber mehr als  $1\frac{1}{2}$  mal so viele braunäugige als blauäugige Töchter. Im letzteren Fall finden wir einen Überschuß von blauäugigen Nachkommen sowohl unter den Söhnen wie unter den Töchtern.

Der bei meiner Untersuchung herausgekommene statistische Befund wird verständlich, wenn man die beiden obengenannten Faktoren in Rechnung stellt, nämlich einen (**B**), der in einem Autochromosomenpaar, und einen (**W**), der in Geschlechtschromosomen lokalisiert ist, und wenn man ferner die Annahme macht, daß alle bW-Eier eliminiert werden.

Carlsberg-Laboratorium, Kopenhagen, 18. März 1921.

### Literatur.

- Bryn, H., Researches into Anthropological Heredity. I. On the Inheritance of Eye-Colour in Man. *Hereditas*, Vol. I, P. 186, 1920.
- Davenport, G. and Ch., Heredity of Eye-colour in Man. *Science*, Vol. 26, P. 589, 1917.
- Hansen, S., Om Haarets og Øjnenes Farve i Danmark. *Meddelelser fra den antropologiske Komité*, Vol. I, 1909.
- Hurst, C. C., On the Inheritance of Eye-colour in Man. *Proceedings of the Royal Society of London, Ser. A*, Vol. LXXXI, P. 85, 1908.
- Lundborg, H., Rassen- und Gesellschaftsprobleme in genetischer und medizinischer Beleuchtung. II. Sozialanthropologische Untersuchungen in Schweden. *Hereditas*, Vol. I, P. 163, 1920.

# Sammelreferat.

## Alkohol und Nachkommenschaft.

Von Agnes Bluhm.

Mit der fortschreitenden Entwicklung der Vererbungslehre ist das rein biologische Interesse an der Alkoholfrage erheblich gewachsen. Scheint doch der Alkohol als ein wirksames und gut dosierbares Keimgift berufen, mitzuhelfen bei der experimentellen Erforschung einiger wichtiger, theoretischer Vererbungsfragen. Dementsprechend sind in den letzten Jahren mehrere Arbeiten über die Wirkung des Alkohols auf die Nachkommenschaft erschienen, die im Gegensatz zu früheren das Problem frei von sozialer Voreingenommenheit lediglich vom biologischen Standpunkt aus kritisch behandeln. Sie sind es, über die ich heute neben einigen, eigenen, zum Teil unveröffentlichten Beobachtungen berichten möchte. Ich will versuchen, an der Hand des vorliegenden Materials folgende Fragen zu beantworten:

- 1) Wie wirkt der elterliche Alkoholismus auf die Quantität der Nachkommenschaft?
- 2) Wie wirkt er auf deren Qualität?
- 3) Handelt es sich im letzteren Fall um echte Vererbung oder um eine sonstige Übertragung?

Die älteren statistischen und experimentellen Arbeiten (Arrivé, Laitinen u. a.) sprechen zumeist für eine Erhöhung der Fruchtbarkeit durch elterlichen, insonderheit väterlichen Alkoholismus. In der sehr umfangreichen Laitinen'schen Statistik war die Fruchtbarkeit der Trinkerfamilien deutlich höher als diejenige der Abstinenten, aber — und das ist im nachfolgenden Zusammenhang beachtenswert — etwas niedriger als diejenige mäßigtrinkender Familien. Nun spielen bei der menschlichen Fruchtbarkeit Willenseinflüsse eine so große Rolle, daß biologische Schlüsse aus solchen Statistiken nur mit größter Vorsicht gezogen werden dürfen. Biologisch entscheidend kann nur das Tierexperiment sein. Im Gegensatz zu Nice (1912), der bei seinen nur schwach alkoholisierten weißen Mäusen die Fruchtbarkeit etwas erhöht fand, war die Wurfgröße bei meinen gleichfalls mit weißen Mäusen vorgenommenen Versuchen

auf seiten der Alkoholiker die gleiche wie auf seiten der normalen Tiere. Ich alkoholisierte zunächst nur die Männchen<sup>1)</sup> — meine Versuche verfolgten ein anderes Ziel — und erhielt in 67 unter Alkoholeinfluß gezeugten vollständigen Würfen<sup>2)</sup> 331 Junge, in 195 normalen Würfen 965, also beide Male 4,94 Junge pro Wurf. Die von ehemals alkoholisierten Männchen während einer Abstinenzperiode gezeugten vollständigen 61 Würfe, die ich Abstinenterwürfe nenne, ergaben 272 Junge, d. h. 4,46 Junge pro Wurf, eine Verminderung der Wurfgröße, die, wie aus dem Nachfolgenden hervorgeht, wahrscheinlich keine zufällige ist. Vollständige und unvollständige Würfe zusammen genommen, zeigten bei den normalen Tieren (239 Würfe mit 1116 Jungen), eine durchschnittliche Wurfgröße von 4,66, bei den vereinigten Alkoholikern und Abstinenten (155 Würfe mit 685 Jungen) eine solche von 4,42, ein deutlicher Unterschied, welcher in Anbetracht der Größe der Zahlen nicht auf Zufall beruht. Doch ist die Wurfgröße ja nicht allein maßgebend für die Fruchtbarkeit; darüber entscheidet vor allem die Zahl der sterilen Paarungen. Um jede Befruchtungsmöglichkeit auszunutzen, blieben die Paare mit Ausnahme der Trächtigkeits- und Stillungsperiode ständig beieinander. Es wurden im Laufe der Zeit 132 normale Männchen mit 229 verschiedenen normalen Weibchen gepaart, 64 = 27% dieser Paarungen bleiben steril. Doch muß man von diesen 64 die ersten 13 wegen Tod des einen Partners nur kurz dauernden Paarungen in Abzug bringen, da die Tiere offenbar noch sehr jung waren. Außerdem war das betreffende Männchen 15 mal in anderen Paarungen fruchtbar und 4 weitere Male lag die Schuld nachgewiesenermaßen beim Weibchen. Es verbleiben also 197 Paarungen, darunter 32 sterile, für die das Männchen verantwortlich war. Das ist ein Prozentsatz von 16,24. 134 alkoholisierte Männchen wurden mit zusammen 282 nicht alkoholisierten Weibchen gepaart. Ein Teil der Männchen war bereits vor der Alkoholisierung zumeist mit dem gleichen Weibchen fruchtbar gepaart gewesen. Unter diesen 282 Paarungen waren 148, bei denen die Alkoholisierung vor der ersten Paarung des Männchens begann, aber niemals bei ganz jungen, sondern bei mindestens 3—4. meistens 5—6 Monate alten Tieren, überhaupt steril, d. h., es wurde von diesen Männchen auch nach Aussetzung

<sup>1)</sup> Es wurden jeden 2. Tag 0,2 ccm einer 20%igen Äthylalkohollösung unter die Rückenhaut eingespritzt. Erste Alkoholisierungsperiode März bis 27. Juli 1920, zweite 18. Oktober 1920 bis 31. Januar 1921.

<sup>2)</sup> Mäuse pflegen vielfach einzelne Junge unmittelbar nach der Geburt aufzufressen, wobei nach meiner Beobachtung häufig eine Ausmerze der Schwächlichen stattfindet. Da es bei meinen Versuchen von Wichtigkeit war, zu erfahren, ob ein Wurf vollständig war oder nicht, habe ich die trächtigen Weibchen täglich vor der Fütterung gewogen und dann nochmals möglichst bald nach erfolgtem Wurf. Gewicht der Neugeborenen + Gewicht der Mutter + 1—2 g für Plazenten müssen dem letzten vorgeburtlichen Gewicht der Mutter gleichkommen, wenn der Wurf als vollständig gelten soll.

der Alkoholinjektionen, also auch in den Abstinenzperioden, kein einziges Junges erzeugt. Rechnen wir von diesen 148 Fällen 7, bei denen die Paarung wegen Todesfalls nur einige Tage dauerte, sowie 12, bei denen die Schuld sicher oder wahrscheinlich beim Weibchen lag ab, so ergeben sich auf 263 Alkoholikerpaarungen 129 sterile, d. s. 49,04%. Dazu kommen dann noch 24 Fälle, in denen das Männchen zwar während einer der Alkoholisierung folgenden Abstinenzperiode, aber niemals während der Alkoholisierung selbst Junge gezeugt hat; ferner 10, in denen bei früher fruchtbaren Männchen mit der Alkoholisierung Unfruchtbarkeit einsetzte und auch während der recht langen Enthaltensamkeitsperiode andauerte. Rechnen wir diese 34 jenen 129 Fällen hinzu, so steigt der Prozentsatz an unfruchtbaren Alkoholikerpaarungen (163 : 263) auf 61,97. Während in jenen 24 Fällen, in denen keine Alkoholiker-, wohl aber Abstinentenwürfe erzielt wurden, der Alkohol nur die Libido sexualis oder die Potenz herabgesetzt hatte, muß es sich in den übrigen Fällen um eine schwere Störung der Spermatogenese gehandelt haben, was nach den bekannten Bertholettschen Befunden an Alkoholikerhoden nicht überrascht. Geradezu verheerend war in meinen Versuchen die Wirkung des Alkohols auf die Fruchtbarkeit von 35 Weibchen, die in der gleichen Weise wie die Männchen alkoholisiert, aber mit nicht alkoholisierten Männchen gepaart wurden. Sie brachten zusammen in 7 Monaten nur 14 Würfe mit 54 Jungen und einen Abort hervor. Die durchschnittliche Wurfgröße war also nur 3,85; dazu die Jungen vielfach tot und schlecht entwickelt; ganz vereinzelt z. B. in einem Wurf von zweien, allerdings von besonderer Kraft und Widerstandsfähigkeit. Der Alkohol hatte hier offenbar auslesend unter den Embryonen gewirkt. Diese starke Wirkung bei den Weibchen erscheint nicht wunderbar, da die Alkoholisierung ja bis in die Trächtigkeit hinein oder während der ganzen Trächtigkeitsperiode fortgesetzt wurde.

Viel verwunderlicher ist es, daß Stockard<sup>1)</sup> bei zeitlich gleich ausgedehnter Alkoholisierung des Weibchens angeblich eine geringere Schädigung der Nachkommenschaft beobachtete als bei derjenigen des Männchens. Im übrigen fand Stockard in Übereinstimmung mit mir bei seinen alkoholisierten Meerschweinchen — aber auch bei deren Nachkommenschaft — eine deutliche Herabsetzung der Fruchtbarkeit. Ich berichte nach seiner neuesten Veröffentlichung aus d. S. 1918, in der er sein gesamtes Beobachtungsmaterial von 7 Jahren zusammenfaßt. Während bei den Nachkommen nicht alkoholisierten, sog. normaler Tiere (alle 4 Generationen zusammengenommen) 4,54% der Paarungen resultatlos blieben, waren es bei den Alkoholikern 13,04% und zwar bei F<sub>1</sub> 12,94%; bei F<sub>2</sub>, F<sub>3</sub> und F<sub>4</sub> zusammen

<sup>1)</sup> Stockard Ch. R. and Papanicolaou G. Further Studies on the Modification of the Germ-Cells in Mammals. The Effect of Alcohol on Treated Guinea-Pigs and their Descendants. Journ. of Exper. Zoolog. Vol. 26 1918.

13,15%; bei  $F_3$  und  $F_4$  13,84% und bei  $F_4$  allein 7,11%. Die Fruchtbarkeit besserte sich also erheblich in der 4. Filialgeneration. Wenn die letzten beiden Gruppen auch nur eine geringe Zahl von Individuen umfassen, so ist, alle Generationen zusammengenommen, der Unterschied in der Fruchtbarkeit der normalen und der Alkoholikerpaarungen doch zu groß, um lediglich ein Spiel des Zufalls zu sein. Auch zeigt die durchschnittliche Wurfgröße bei beiden Kategorien einen deutlichen Unterschied zu gunsten der normalen Tiere, nämlich 2,77 : 2,47, und sie wächst bei den Alkoholikernachkommen im Laufe der Generationen<sup>1)</sup>.

Wurde nur der Vater alkoholisiert, so betrug der Prozentsatz der sterilen Paarungen in  $F_1$  23,52; bei alleiniger Alkoholisierung der Mutter dagegen nur 5,71. Gleichsinnig, wenn auch längst nicht so schroff, unterschieden sich die Wurfgrößen; sie alle betrugen 2,30 gegenüber 2,78. Ein entsprechender Unterschied bestand auch zwischen den Gruppen „nur Vater von alkoholischer Abstammung“ und „nur Mutter von alkoholischer Abstammung“, nämlich 20,0% (bzw. 2,45) gegenüber 16,84% (bzw. 2,63). Waren beide Eltern von alkoholischer Abstammung, so betrug die durchschnittliche Wurfgröße 2,31; die Zahl der unfruchtbaren Paarungen betrug dann befremdlicher Weise aber nur 7,69%. Ein ganz ähnliches Bild ergaben diese drei Gruppen, wenn alle 4 F-Generationen zusammengefaßt wurden.

Ich glaube, daß bei diesem eigenartigen Ergebnis die kleine Zahl eine große Rolle gespielt hat. Die Differenzen halten der rechnerischen Zufallsprobe nicht stand. Es wäre ja an sich sehr wohl möglich, daß die männlichen Keimzellen durch Alkohol stärker geschädigt wurden als die weiblichen. Man sollte aber meinen, daß dieser Unterschied zugunsten der Weibchen dadurch mindestens ausgeglichen worden wäre, daß hier die sich entwickelnden Früchte noch unter Alkoholvergiftung standen; denn Stockard alkoholisierte die Weibchen auch während der Trächtigkeit. Vor allem aber ist es befremdlich, daß, wenn der Alkohol überhaupt schädigend auf die Fruchtbarkeit der Nachkommenschaft wirkt, die Schädigung angeblich geringer war, wenn beide Eltern alkoholischer Abstammung waren, als wenn nur eins der Eltern alkoholisierte Vorfahren besaß. Es widerspricht dem auch, daß Stockard, wie aus einer älteren Arbeit hervorgeht, aus 14 Paarungen alkoholisierter Männchen mit alkoholisierten Weibchen nur ein einziges Junges erhielt. In dieser älteren Arbeit hat Stockard noch die Beobachtung mitgeteilt, daß bei Alkoholisierung des Vaters die Töchter schwerer geschädigt wurden als die Söhne, während bei Alkoholisierung der Mutter das Umgekehrte stattfand. Er hat dafür eine recht

<sup>1)</sup> Bei  $F_1$  2,51; bei  $F_2$ —4 2,47; bei  $F_3$  und 4 2,62; bei  $F_4$  2,66. Dabei ist allerdings ein Irrtum mituntergelaufen; denn es muß, wenn der Durchschnitt 2,47 beträgt, mehrere Gruppen aber eine höhere Ziffer aufweisen, mindestens eine Gruppe eine Wurfgröße unter 2,47 besitzen.

spekulative Erklärung versucht, bei der das dem Männchen zukommende kleinere Ypsilonchromosom eine Rolle spielt, und die bereits seinerzeit in dieser Zeitschrift (Bd. 19, S. 88) von P. Hertwig zurückgewiesen wurde. In der Veröffentlichung von 1918 ist davon kaum mehr die Rede. Es wird die Hypothese nur einmal herangezogen zur Erklärung des eigentümlichen von Stockard beobachteten Geschlechtsverhältnisses der Alkoholikernachkommen.

Auf eine stärkere Alkoholempfindlichkeit der Eizelle als der Samenzelle schließt Pearl<sup>1)</sup> aus den Versuchen, die er mit Hühnern anstellte. Er hat zwar keine Paarungen von unbehandelten Männchen mit behandelten Weibchen vorgenommen; es stieg aber der Prozentsatz von unfruchtbaren Eiern d. h. solchen, in denen sich überhaupt kein Embryo entwickelte, der bei normalen Tieren und lediglich alkoholisierten Hähnen der gleiche war, von 25,3% auf 59,2%, wenn beide Eltern alkoholisiert wurden. Andererseits war der Prozentsatz der in der Schale sterbenden Embryonen bei unbehandelten Eltern sehr viel höher als bei beiderseits behandelten, nämlich 42,2%: 26,9%. Immerhin schlüpften erheblich mehr Junge unbehandelter Eltern als beiderseits behandelter aus: bei Berücksichtigung nur der fruchtbaren Eier 57,8% gegenüber 12,3% bei Inrechnungstellung sämtlicher Eier 44,4% gegenüber 29,4%. Bei Behandlung lediglich des Hahnes krochen aus 63,0% der ersteren Junge aus. Hier hatte die Alkoholisierung also die Fruchtbarkeit beträchtlich erhöht.

Wie erklärt sich nun der Widerspruch in den Beobachtungen: erhöhte Fruchtbarkeit einerseits und verminderte andererseits?

Es liegt der Gedanke nahe, daß der Alkohol verschieden wirkt je nach der Größe der aufgenommenen Dosis, und diese Vermutung findet eine Bestätigung durch die Versuche, welche Bilski<sup>2)</sup> im Zool. Institut d. Univ. München mit *Rana esculenta* und *fusca* angestellt hat. B. fand einmal, daß leichte Alkoholvergiftung des Weibchens bei *Rana fusca* eine vorzeitige Ablösung der Eier aus dem Ovar und Übertritt in den Uterus veranlaßt, und daß „leichte oder mäßige Alkoholvergiftung des Vaters wie der Mutter sehr häufig im Sinne einer Vermehrung der Zahl sich entwickelnder Embryonen“ wirkt, „so daß sich von vergifteten Eltern anfangs mehr Junge gewinnen lassen als von Unvergifteten. Ist die Vergiftung jedoch sehr stark, so ist die Zahl der sich entwickelnden Eier von Anfang an herabgesetzt“. Dabei scheint es, „daß der Alkohol auf das Ei einen verderblicheren Einfluß ausübt als auf das Spermium“. Also Alkohol wirkt nach B. in kleinen Dosen Entwicklung anregend und fördernd, in großen Entwicklung hemmend. Leider sind die

<sup>1)</sup> Pearl R. The Experimental Modification of Germ-Cells. I. II. III. Journ. Exp. Zool. Vol. XXII 1917.

<sup>2)</sup> Bilski, Friedrich. Über Blastophthorie durch Alkohol. Mit Versuchen am Frosch. Arch. Entw. Mech. XLVII 4. 1921.

Bilskischen Zahlen zu klein, um sicher beweisend zu sein. Doch stimmt sein Resultat gut mit demjenigen von Stockard u. Pearl und dem meinigen überein. In meinen Versuchen, die eine äußerst starke Beeinträchtigung der Fruchtbarkeit ergaben, war die Alkoholvergiftung (durch Injektion) so schwer, daß mehr als ein Dutzend Männchen von ihren Gattinnen im Rausch an- bzw. aufgefressen wurden. Stockards Meerschweinchen, die eine etwas geringere Herabsetzung der Fruchtbarkeit zeigten, wurden durch Alkoholdämpfe in besonderen Tanks zwar auch 6 mal wöchentlich berauscht gemacht: die Rauscherscheinungen gingen aber bald nach dem Verlassen des Tanks zurück. Pearls Hühner endlich wurden gleichfalls durch Dämpfe nur leicht alkoholisiert und dementsprechend war die Fruchtbarkeit bei alleiniger Alkoholisierung des offenbar weniger empfindlichen Hahnes erhöht. Auch die etwas vermehrte Fruchtbarkeit aufweisenden Mäuse von Nice wurden anscheinend nur sehr leicht vergiftet.

Die verschiedene physiologische Widerstandsfähigkeit der beiden Geschlechter an sich und auch gegenüber dem Alkohol sowie die bekannte Wirkung des Alkohols auf Flimmerepithel legten es nahe zu prüfen, ob sich bei Säugetieren durch Alkoholisierung des heterogametischen Männchens eine Verschiebung des Zahlenverhältnisses der Geschlechter erzielen ließe. Ich habe einen derartigen Versuch an der weißen Maus mit ausgesprochen positivem Resultat unternommen<sup>1)</sup>. Die Männchenziffer erhöhte sich dabei von 44,24% bei den normalen Tieren auf 54,98% bei den alkoholisierten oder, auf 100 Weibchen berechnet, von 79,36 auf 122,14 ♂:100 ♀. Mit Aussetzen der Alkoholisierung sank sie dann wieder. Nun können wir für dieses Ergebnis allerdings nicht eine größere Alkoholempfindlichkeit des weiblichen Geschlechtes verantwortlich machen, denn das Geschlechtsverhältnis der vor Ablauf der ersten zwei Lebensmonate zugrundegegangenen Tiere weist in allen drei Gruppen, Normale, Alkoholiker und Abstinente, insbesondere aber bei den Alkoholikernachkommen eine beträchtlich höhere Männchenziffer als bei den Geborenen auf. Die erhöhte Männchenziffer nach Alkoholisierung des Vaters erklärt sich vielmehr mit größter Wahrscheinlichkeit daraus, daß die Narkose bei den chromatinreicheren Weibchenbestimmern stärker war oder länger andauerte als bei den Männchenbestimmern, wodurch diese einen Vorsprung beim Wettlauf nach dem Ei gewannen.

Eine ganz eigenartige Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses will Stockard bei den verschiedenen Gruppen der Nachkommen seiner alkoholisierten Meerschweinchen beobachtet haben, wobei er merkwürdigerweise die Gruppe der direkten Alkoholikernachkommen d. h. die F<sub>1</sub>-Generation völlig übergeht, was den Wert seiner Mitteilung beträchtlich herabsetzt. Er spricht

---

<sup>1)</sup> Bluhm, Agnes. Über einen Fall experimenteller Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses bei Säugetieren. Sitzungsberichte d. Preuß. Akad. d. Wissensch. XXXIV 1921.



hier nur von der Nachkommenschaft alkoholischer Väter oder Mütter, worunter er Väter bezw. Mütter von alkoholischer Abstammung versteht im Gegensatz zu „behandelten Eltern“. Das normale Geschlechtsverhältnis betrug bei seinen Tieren 113,20 ♂ : 100 ♀. War lediglich der Vater von alkoholischer Abstammung, so sank die Männchenziffer auf 101,72; bei alkoholischer Herkunft lediglich der Mutter sogar auf 96,80, um, wenn beide Eltern von Alkoholikern abstammten, auf 121,27 zu steigen. Ganz entsprechend ist das Zahlenbild, wenn nur männliche oder nur weibliche oder beiderlei Vorfahren alkoholisiert worden waren. Stockard versucht dieses überraschende Ergebnis unter Heranziehung der Wurfgröße durch eine geringere Widerstandsfähigkeit des weiblichen Geschlechtes zu erklären und zieht zum Beweis merkwürdigerweise das geringere Geburtsgewicht der Meerschweinchenweibchen heran. Nun hat bekanntlich das Geburtsgewicht nur eine individuelle aber keine generelle Bedeutung für die Widerstandskraft. Daß die Männchenziffer in der Gruppe „nur Mutter alkoholisch“ so viel stärker gesunken ist als in derjenigen „nur Vater alkoholisch“, erklärt er dadurch, daß mütterlicher Alkoholismus insonderheit den Söhnen, väterlicher dagegen vorwiegend den Töchtern gefährlich werden soll, was er wiederum mit dem kleineren Y- und dem größeren X-Chromosom der Meerschweinchen in Verbindung bringt. Das heterogametische Männchen besitzt ein kleineres Y- und ein größeres X-Chromosom; das homogametische Weibchen zwei (größere) X-Chromosome. Die Männchenbestimmenden Spermatozoen enthalten das kleinere Y-, die Weibchen bestimmenden das größere X-Chromosom. Der gesunde Y-Beitrag zum alkoholisierten Ei ist geringer als der gesunde X-Beitrag, darum sind die Söhne alkoholisierten Mütter weniger widerstandsfähig als die Töchter, und umgekehrt ist der kranke väterliche X-Beitrag zum gesunden Ei größer als der kranke Y-Beitrag; deshalb sind die Töchter alkoholisierter Väter schwächer als die Söhne. Ganz abgesehen davon, daß diese Hypothese in schroffem Widerspruch steht zu Stockards Behauptung von der geringeren Schädigung der Nachkommenschaft durch mütterlichen Alkoholismus, in welchem Fall ja außer der Kernsubstanz noch das relativ umfangreiche Cytoplasma des Eies vergiftet, der Beitrag kranker Substanz zum Aufbau des kindlichen Organismus also viel größer ist als bei väterlicher Alkoholvergiftung, erklärt sie nicht, weshalb bei den Nachkommen alkoholischer Väter die Männchenziffer im Vergleich zur normalen beträchtlich gesunken ist. Im übrigen fällt Stockards ganzer, etwas künstlicher Zahlenbau dadurch in sich zusammen, daß seine einzelnen Gruppen z. T. gar nicht das Material enthalten, was ihre Überschrift ankündigt. So sagt er selbst von der Kolonne 6 der Tabelle VI „Only female ancestors treated“, daß „many of the mothers may have been alcoholic on account of a treated father or grand-father“ und zwei Zeilen tiefer nennt er diese Kolonne dann wieder „a purely female treated group“. Stockards Zahlen sind demnach

für die Entscheidung der Frage, wie wirkt der Alkohol auf das Geschlechtsverhältnis der Nachkommenschaft ein, völlig wertlos.

Pearl fand bei seinen normalen Hühnern das Geschlechtsverhältnis entsprechend dem mechanischen d. h. 50% ♂ und 50% ♀; bei Alkoholisierung des Hahnes 48% ♂ : 52% ♀ und bei Alkoholisierung beider Eltern 45% ♂ : 55% ♀. Das spricht für eine geringere Widerstandsfähigkeit des männlichen Geschlechts bei Hühnern.

Wir kommen nun zu der zweiten Frage: Wie wirkt der elterliche Alkoholismus auf die Qualität der Nachkommenschaft? Z. T. haben wir diese Frage schon im Vorhergehenden beantwortet, insofern nämlich, als die bereits erörterte verminderte Fruchtbarkeit bei starkem Alkoholismus ja zum größten Teil auf einer erhöhten vorgeburtlichen Sterblichkeit, also auf einer qualitativen Schädigung der Alkoholikernachkommen beruht. Stockard unterscheidet zwischen früh- und spätvorgeburtlicher Sterblichkeit. Er berechnet die erstere aus der Wurfgröße und der Zahl der erfolglosen Kopulationen. Die Erhöhung macht sich in allen 4 F-Generationen der Alkoholikernachkommen geltend. Die spätvorgeburtliche Sterblichkeit läßt sich bei Meerschweinchen dadurch feststellen, daß man von einem gewissen Entwicklungsstadium ab die Embryonen in den Uterushörnern fühlen und zählen kann. Sie kommt zum Ausdruck in den absoluten Zahlen, die Stockard in seiner das Geschlechtsverhältnis illustrierenden Tabelle VI in den Rubriken „Unknown sex“ bringt, und es läßt sich errechnen, daß sie bei seinen normalen Tieren 3,09%, bei den Alkoholikern 7,81% der gesamten Nachkommenschaft beträgt. Anders verhielt es sich bei Pearls Hühnern. Hier starben in der Schale bei nicht behandelten Tieren 42,2%, bei behandelten Männchen 36,6% und bei Behandlung beider Eltern 26,9%. Doch dürfen wir darin nicht ohne weiteres eine günstige Wirkung der elterlichen Alkoholisierung auf die Nachkommenschaft sehen, denn wie wir bereits erwähnten, war wenigstens bei beidereltem Alkoholisierung der Prozentsatz der ausschlüpfenden Jungen sehr gering; eine fördernde Wirkung ist höchstens bei alleiniger Behandlung des Hahnes zu verzeichnen. Ebenso fand Bilski bei seinen Fröschen, daß bei leichter Alkoholisierung des Vaters oder der Mutter die Nachkommenschaft nicht nur zahlreicher war, sondern sich auch kräftiger entwickelte als bei normalen Eltern. In gewissem Widerspruch hierzu sagt er dann zum Schlusse seiner Arbeit „Gewöhnlich trat dann aber in diesen Zuchten (nämlich bei leichter Vergiftung eines Elters. Ref.) eine erhöhte Sterblichkeit auf, so daß die Zahl der Nachkommen schließlich die der Kontrollzuchten erreichte, ja noch darunter ging“.

Was die nachgeburtliche Jugendsterblichkeit anbetrifft, so überlebten von Stockards Meerschweinchen die ersten 3 Lebensmonate in den normalen Linien 77,69%, in den Alkoholikerlinien 64,48%. Setzt man die Gesamt-

sterblichkeit (vorgeburtliche und nachgeburtliche) der normalen Nachkommen = 100, so beträgt sie bei den Alkoholikernachkommen 189 und im Gegensatz zu Stockards Behauptung von der geringeren Gefährlichkeit des weiblichen Alkoholismus bei den Kindern alkoholischer Väter 178, bei denjenigen alkoholisierten Müttern aber 281. Was die einzelnen Generationen anbetrifft, so stellt sich die Gesamtsterblichkeit, die normale zu 100 angesetzt, in  $F_1$  auf 230, in  $F_{2-4}$  auf 172; in  $F_5$  u.  $6$  auf 145 und in  $F_4$  auf 84. Es findet also ein allmähliches Sinken statt. Daß dasselbe in  $F_1$  unter die Norm geht, erklärt sich aus der kleinen Zahl.

Im Gegensatz zu Stockard fand Pearl, daß die Sterblichkeit seiner Hühner vor Ablauf von 180 Tagen am geringsten war, wenn beide Eltern alkoholisiert wurden, nämlich 10,6%; doppelt so hoch (21,1%), wenn nur der Hahn alkoholisiert wurde; und mehr als 3 mal so groß, wenn keines der Eltern vergiftet wurde. Wir haben hierin im Zusammenhang mit den vorangehenden Mitteilungen nicht den Ausdruck einer lebensfördernden, sondern einer stark auslesenden Wirkung der Alkoholvergiftung zu sehen.

Meine eigenen Versuche ergaben eine beträchtlich größere Jugendsterblichkeit auf seiten der Alkoholikernachkommen. Ich fasse dabei unter „Jugendsterblichkeit“ die totgeborenen, die bald nach der Geburt von der Mutter aufgefressenen und die bis zum Ablauf des zweiten Lebensmonates eines natürlichen Todes gestorbenen zusammen. Von 302 im Rausch Erzeugten, deren Schicksal genau verfolgt wurde, waren 48 = 15,89% totgeboren oder gleich nach der Geburt lebend aufgefressen worden. Von 254 lebendgeborenen starben 161 = 63,38% innerhalb der ersten zwei Lebensmonate, d. h. vor oder kurz nach erlangter Geschlechtsreife. In den normalen Zuchten war der Prozentsatz der ersteren 18,77% (194 von 1033); derjenige der letzteren aber nur 46,60% (391 von 839). Bei den während einer Abstinenzperiode Erzeugten war der Verlust durch Totgeburt, bzw. unnatürlichen Tod sehr bald post partum verhältnismäßig gering (13 von 192 = 6,59%); die Sterblichkeit innerhalb der ersten 2 Monate aber hoch (107 von 184 = 58,15%). Rechnet man Rausch- und Abstinentenkinder zusammen, so ergibt sich eine Jugendsterblichkeit von 65,93% (329 von 499) gegenüber 56,63% (585 von 1033) bei den normalen.

Als Maßstab für die körperliche Entwicklung benutzt man gern das Körpergewicht. Auch hier fand Stockard einen erheblichen Unterschied zu ungunsten der Alkoholikernachkommen. Bei den 235 normalen betrug das durchschnittliche Geburtsgewicht 77,16 g; bei den 531 Alkoholikerabkömmlingen 70,35 g, also 9,23% weniger. Am Ende des 1. Monats lauten die entsprechenden Zahlen: 226,64 g; 213,84 g und -6,63%; zum Schluß des 3. Lebensmonates 425,11 g; 404,13 g und -5,06%. Es findet also

im Laufe der Entwicklung eine allmähliche Abschwächung des Unterschiedes statt. Leider hat Stockard alle 4 kindlichen Generationen zusammengefaßt, so daß nicht ersichtlich ist, ob sich das Geburtsgewicht im Laufe der Generationen bessert. Während in den normalen Linien nur 0,42% der Jungen zu Ende des 3. Lebensmonates eine unternormale Größe (d. h. ein Körpergewicht von weniger als 300 g) zeigten, waren es auf seiten der Alkoholiker 1,34%; und umgekehrt betrug der Prozentsatz der über normal großen (über 500 g zu Ende des 3. Monats) bei den normalen 5,58%, bei den Alkoholikern aber nur 2,86%. Daß der Unterschied in der Körpergröße innerhalb des selben Wurfes bei den Alkoholikern sehr viel stärker sein soll als bei den normalen, kann ich nicht bestätigen.

Schließlich äußerte sich in den Stockardschen Versuchen die Wirkung des elterlichen Alkoholismus noch in Defekten der Nachkommenschaft. Während in den normalen Linien kein einziger Defekt auftrat, waren von den Alkoholikernachkommen 2,52 und bei Inzucht 3,31% defekt. Es handelt sich z. Zt. um schwere Mißbildungen, wie Fehlen des Großhirns, eines oder beider Augäpfel, ferner um Star, Mißbildungen und Lähmungen von Extremitäten. Paralysis agitans soll sehr häufig in  $F_1$ ,  $F_2$  und  $F_3$  aufgetreten sein. Doch ist diese Angabe angesichts der bekannten Neigung von Meerschweinchen zu krampfartigen Erscheinungen mit großer Vorsicht aufzunehmen. Ähnliche Augenmißbildungen wie bei diesen, hat Stockard früher bei der Nachkommenschaft alkoholisierter Fische erhalten. Angehörige seiner Meerschweinchenalkoholikerlinien wurden zuweilen binnen 1—1½ Jahren blind (Hornhauttrübung), was bei den normalen nie beobachtet wurde.

Im Gegensatz zu Stockard konnten weder Bilski bei seinen Fröschen, noch Pearl bei seinen Hühnern, noch ich bei meinen weißen Mäusen, noch MacDowell und Vicari bei ihren weißen Ratten durch elterlichen Alkoholismus bedingte Mißbildungen beobachten.

Die beiden letztgenannten Autoren haben aber über sehr interessante Beobachtungen veränderter Psyche bei den Nachkommen ihrer alkoholisierten Ratten berichtet<sup>1)</sup>. Sie alkoholisierten mehrere Paare und benutzten die nicht alkoholisierten Geschwister derselben als Kontrollzucht. Die Alkoholisierung fand täglich im Dampftank statt und war sehr stark, so daß die Tiere noch stundenlang hinterher bewußtlos waren. Die  $F_1$ -Generation wurde nicht alkoholisiert, aber in strenger Inzucht (Geschwister des gleichen

<sup>1)</sup> MacDowell and Vicari. Alcoholism and the behaviour of white rats. 1. The influence of the alcoholic grandparents upon maze-behaviour. Journ. Exp. Zool. 33 No. 1 p. 209—91. May 1920. Außerdem Carnegie-Institute of Washington. Annual report of the director of the department of exper. Evolution. Extracts from the yearbook No. 15 for the year 1916 and No. 17 for the year 1917.

Wurfes) gepaart. An der gleichfalls nicht alkoholisierten  $F_2$ -Generation, also an den Enkeln der männlichen und weiblichen Alkoholiker, wurden dann die Intelligenzprüfungen vorgenommen und an der entsprechenden normalen Enkelgeneration kontrolliert. Die Probe bestand darin, daß die Tiere, wenn sie 49 Tage alt waren, geübt wurden, in denr Watsonschen Irrgarten das Futter im Zentrum zu finden. Der Irrgarten besteht aus kreisförmigen Gängen, die an nicht korrespondierenden Stellen miteinander in Verbindung stehen. Diese Übungen dauerten im ganzen 15 Tage; in den ersten 7 wurden die Tiere im Zentrum gefüttert, in den folgenden 8 mußten sie das Futter dort aufsuchen. Es folgten dann 31 Tage mit Übungen im multiple choice apparatus, bei dem es darauf ankommt, unter mehreren die richtige zum Futter führende Tür zu finden; und dann ging es zurück in den Irrgarten, um die Erinnerung an diesen zu prüfen. Es wurden dabei berechnet: erstens die Zeit, die das einzelne Tier zur Erreichung des Zieles gebraucht, zweitens die Zahl der Fehlgänge, z B. falsches Umdieckebiegen, und drittens die Weglänge, die das Tier bis zum Ziel zurücklegte. Letztere ließ sich dadurch feststellen, daß über dem Apparat zwei Spiegel und ein System von Linsen angebracht waren, die das Bild des Apparates auf weißes Papier projizierten, so daß der Beobachter den Gang der Tiere genau einzeichnen konnte.

Das Ergebnis war folgendes: In der ersten Periode des schnellen Übens brauchte der Durchschnitt der Alkoholikerenkel mehr Zeit zur Erreichung des Zieles als die normalen Kontrolltiere und die Schwankungen der gebrauchten Zeit bei den einzelnen Individuen waren größer auf seiten der ersteren als auf seiten der letzteren. Ebenso waren die unnötigen Wege größer bei den Alkoholikernachkommen als bei den normalen. Dagegen bestand keine ausgesprochene Verschiedenheit zwischen beiden Klassen bezüglich der Variabilität betreffs des zurückgelegten Weges. Ebenso zeigte die Schnelligkeit des Laufens keine bemerkenswerte Verschiedenheit. Endlich begingen die Alkoholikernachkommen mehr Irrtümer als die Kontrolltiere und zwar zwei bestimmte unter sechs unterschiedenen Arten von Irrtümern: sie gingen häufiger an einer Tür vorbei, in die sie hätten eintreten sollen, und nahmen häufiger den unrechten Weg nach dem Eintreten durch die Tür. Auch brauchten sie mehr Versuche, um einen Irrtum zu eliminieren als die Kontrolltiere. Ein Irrtum galt als eliminiert, wenn er nur einmal in vier erfolgreichen Versuchen vorkam. Sieben Alkoholikernachkömmlinge weniger als normale waren überhaupt imstande, einen Irrtum wieder gut zu machen. Erstere brachten auch weniger vollkommene Versuche zustande als letztere und brauchten eine längere Übungszeit, ehe ihnen der erste vollkommene Versuch glückte.

Es sei ausdrücklich betont, daß es sich im vorliegenden Fall um eine ernst zu nehmende, gediegene Arbeit handelt. Daß ihre Ergebnisse kein

Spiel des Zufalls sind, konnten die Autoren durch Berechnung der Standardabweichung und des mittleren Fehlers beweisen, der bezüglich der Differenzen der gebrauchten Zeit und des zurückgelegten Weges meist mehr als 4 mal kleiner war, als diese Differenzen selbst. Da der Alkoholismus der Großeltern der einzige Unterschied in den inneren und äußeren Lebensbedingungen der beiden Tierkategorien war, so ist er wohl mit Recht für die Inferiorität der Alkoholikernachkommen bezüglich des Orientierungs- und Erinnerungsvermögens verantwortlich zu machen.

Es unterliegt nach den Stockardschen und MacDowellschen Ergebnissen keinem Zweifel, daß durch den Alkoholismus der Eltern in deren Keimplasma hervorgerufene Veränderungen sich im Phänotypus der Nachkommen durch mehrere Generationen hindurch geltend machen können. Es fragt sich nun: haben wir es dabei mit echter Vererbung oder mit einer sonstigen Übertragung von Keimverderbnis zu tun? Die Entscheidung wird wesentlich davon abhängen, wie eng bzw. wie weit man den Begriff Vererbung fassen will. Stockard selbst spricht, da es ihm ebensowenig wie Pearl gelang, eine bekanntermaßen mendelnde Eigenschaft seiner Tiere durch Alkoholisierung abzuändern, bezüglich seiner Ergebnisse von einer Vererbung pathologischer Zustände, die durch den Alkohol in das Keimplasma eingeführt und von diesem an die nachfolgenden Generationen weitergegeben werden. Dabei findet nach seiner Auffassung keine Regeneration sozusagen aus eigener Kraft des Individuums wie bei den alkoholisierten Whitney-schen Rädertierchen statt, sondern es handelt sich um Dauer-Veränderungen, bei denen nur dann eine Abschwächung in der folgenden Generation eintritt, wenn das betreffende Individuum sich mit einem gesunden paart. Eine Übertragung von erworbenen pathologischen Zuständen auf die Nachkommenschaft kann auf zwei Wegen zustandekommen. Es könnte die Alkoholisierung eine Schwächung lediglich des Plasmas der Keimzellen bewirkt haben. Dieses geschwächte Plasma wird von dem sich entwickelnden Embryo sozusagen aufgesogen; es geht in seine sämtlichen Organe, also auch in seine Keimzellen über, die dadurch wiederum eine gewisse Schwächung erleiden, welche dann gleichfalls im Erscheinungsbild seiner Nachkommenschaft zum Ausdruck kommt. Durch Beimengung gesunden Zellplasmas von seiten des normalen Ehepartners erfährt die Schädigung des Keimzellplasmas gewissermaßen eine Verdünnung, so daß sie bei fortgesetzter Paarung mit gesunden Individuen im Laufe der Generationen nicht mehr in die Erscheinung tritt. Dabei wäre es wohl möglich, daß ein Organ oder System stärker betroffen erscheint als ein anderes, da die einzelnen Organe ja eine verschiedene Empfindlichkeit der gleichen Schädigung gegenüber besitzen könnten. Für eine solche cytoplasmatische Übertragung der Keimverderbnis könnte die Beobachtung Pearls ins Feld

geführt werden, der bei Alkoholisierung des Hahnes keinerlei, bei derjenigen beider Eltern aber eine deutliche Schädigung der Nachkommenschaft sah. Die alkoholisierte männliche Keimzelle, die nur ein minimales Zellplasma besitzt, ist ohne Einfluß auf die Konstitution der Nachkommen geblieben, während das sehr plasmareiche alkoholisierte Ei die Entwicklung der Embryonen stark gestört hat. Gegen eine solche Auffassung spricht nachdrücklich, daß sowohl Stockard als auch ich bei alleiniger Alkoholisierung des Männchens starke Beeinträchtigungen der Nachkommenschaft beobachteten, die kaum durch die minimale Menge vergifteten männlichen Cytoplasmas bewirkt sein können. Es müßten dann auch Stockards alkoholisierte Weibchen kaum ein lebendes Junges zur Welt gebracht haben. Pearls Ergebnis ist so zu deuten, daß Hühner an sich und insonderheit was die Kernsubstanz ihrer Keimzellen angeht, offenbar stark alkoholtolerant sind; nur eine im Vergleich zum Säugetierei enorme Menge vergifteten Zellplasmas vermochte die Nachkommenschaft in ihrer Entwicklung zu beeinträchtigen. Wir müssen demnach annehmen, daß es sich bei der Übertragung alkoholischer Keimverderbnis gleichzeitig um eine Schädigung des Zellkernes, d. h. des Sitzes der Erbanlagen und des Zellplasmas handelt.

Diese Schädigung können wir uns als eine allgemeine Schwächung der Erbmasse vorstellen, und das ist wohl Stockards Auffassung, wenn er von einer Vererbung allgemeiner krankhafter Zustände (conditions) spricht, wie sie in geringerer Lebenskraft und Wachstumshemmung zum Ausdruck kommen. Stockard ist aber den Beweis schuldig geblieben, daß es sich bei seinen Alkoholikernachkommen lediglich um die Übertragung von allgemeinen Zuständen handelt. Daß er bekannte mendelnde Eigenschaften nicht hat durch Alkohol abändern können, besagt noch nicht, daß der Alkohol nicht imstande ist, Dauerveränderungen einzelner Erbeinheiten hervorzurufen. Wieviel mendelnde Eigenschaften sind uns denn überhaupt bei Meer-schweinchen bekannt? Die von ihm beobachteten Defekte scheinen zum großen Teil Lebensunfähigkeit bedingt zu haben. Man erfährt aber gar nichts darüber, ob er überhaupt einen Versuch gemacht hat, leichtere Defekte wie Cataract oder die bei seiner Alkoholikernachkommenschaft beobachtete Neigung, im ersten oder zweiten Lebensjahr durch Hornhauttrübung zu erblinden, auf ihre Erblichkeit geprüft hat. In den Fällen sog. Untergröße hat er lediglich das Körpergewicht angegeben; dasselbe hätte in Beziehung zur Körperlänge gebracht und auf seine Erblichkeit hin untersucht werden müssen, wobei vor und während der Alkoholisierungsperiode gezeugte Geschwister hätten verglichen werden müssen. Er gibt überhaupt nur Durchschnittszahlen, während die Prüfung auf Erblichkeit in erster Linie Angaben über die einzelnen Geschwister verlangt.

Die Frage, ob die Alkoholvergiftung imstande ist, mendelnde Veränderungen hervorzubringen, harrt also noch der

Lösung. Hält man sich lediglich an die von Stockard mitgeteilten Ergebnisse, so wird derjenige, der unter Vererbung jede bei der Nachkommenschaft in die Erscheinung tretende Abänderung der Erbmasse versteht, geneigt sein, mit ihm von einer Vererbung durch elterlichen Alkoholismus bewirkter Schädigungen zu sprechen; wer dagegen als „echte Vererbung“ lediglich den Mendelschen Gesetzen folgende Abänderungen einzelner Erbinheiten gelten lassen will, wird jene Schädigungen nicht als „vererbt“ sondern als „übertragen“ bezeichnen.

---



# Abhandlungen zur theoretischen Biologie

herausgegeben von  
**Professor Dr. Julius Schaxel**

Vorstand der Anstalt für experimentelle Biologie der Universität Bonn

Die Abhandlungen bemühen sich um die Errichtung des Gefüges der Begriffe, in dem die Ergebnisse planmäßiger Forschung vollständig und geordnet Aufnahme finden. Aus der Zusammenarbeit von Biologen und Philosophen sind bisher hervorgegangen

- Heft 1: **Über die Darstellung allgemeiner Biologie** von Julius Schaxel. Geheftet 18 Mk.
- .. 2: **Das Problem der historischen Biologie** von Richard Kroner. Geheftet 13 Mk. 50 Pfg.
- .. 3: **Der Begriff der organischen Form** von Hans Driesch. Geheftet 22 Mk. 50 Pfg.
- .. 4: **Die Gastpflege der Ameisen, ihre biologischen und philosophischen Probleme** von Erich Wasmann. S. J. Mit 1 Abb. im Text und 2 Doppeltafeln. Geheftet 42 Mk.
- .. 5: **Die Verwandtschaftsbegriffe in Biologie und Physik und die Darstellung vollständiger Stammbäume** von Kurt Lewin. Mit 11 Abbildungen im Text. Geheftet 13 Mk. 50 Pfg.
- .. 6: **Probiologie und Organisationsstufen, eine Hypothese und ihre Anwendung** von Victor Franz. Geheftet 15 Mk.
- .. 7: **Die Grundfiktionen der Biologie** von Julius Schultz. Geheftet 27 Mk.
- .. 8: **Von den Aufgaben der Tierpsychologie** von Bastian Schmid. Geheftet 12 Mk.
- .. 9: **Rassen- und Artbildung** von Friedrich Alverdes. Geheftet 33 Mk.
- .. 10: **Botanische Betrachtungen über Alter und Tod** von Ernst Küster. Geheftet 12 Mk.
- .. 11: **Reiz, Bedingung und Ursache in der Biologie** von Paul Jensen. Geheftet 15 Mk.
- .. 12: **Über den Begriff des Stoffwechsels in der Biologie** von A. Gottschalk. Geheftet 15 Mk.
- .. 13: **Die Beziehungen der Lebenserscheinungen zum Bewußtsein** von Theodor Ziehen. Geheftet 15 Mk.
- .. 14: **Die Teleologie Kants und ihre Bedeutung für die Logik der Biologie** von Emil Ungerer. Geheftet 36 Mk.

*Alle Preise freibleibend*

---

Ausführliche Verlagsverzeichnisse kostenfrei

Inhaltsverzeichnis von Bd. XXVIII Heft 1

Abhandlungen

- Mohr, Otto L., Cases of minute mutations and secondary mutations in the X-chromosome of *Drosophila melanogaster* ..... 22
- Tsichment, E., Über die Vererbung des Samengewindes bei Bastardierung verschiedener Rassen von *Phaseolus vulgaris* ..... 23 52
- Winge, O., Über eine teilweise geschlechtsgebundene Vererbung der Augenfarbe bei Menschen ..... 53 74

Sammelreferat

- Blum, Agnès, Alkohol und Nachkommenschaft ..... 75 88

---

Verlag von Gebrüder Borntraeger in Berlin W 35

---

**Die wissenschaftlichen Grundlagen der Pflanzenzüchtung**, ein Lehrbuch für Landwirte, Gärtner und Forstleute, von Professor **Dr. Erwin Baur**. Mit 6 Tafeln und 11 Textabbildungen. Gebunden 30 Mk.

**Die stoffliche Grundlage der Vererbung** von **Th. H. Morgan**. Professor der experimentellen Zoologie an der Columbia-Universität in New-York. Vom Verfasser autorisierte deutsche Ausgabe von **Dr. Hans Nachtsheim**. Mit 118 Abbildungen. Geheftet 69 Mk., gebunden 80 Mk.

*Alle Preise freibleibend.*

---

Ausführliche Verlagsverzeichnisse kostenfrei

BAND XXVIII Heft 2/3

**ZEITSCHRIFT**  
**FÜR**  
**INDUKTIVE ABSTAMMUNGS-**  
**UND**  
**VERERBUNGSLEHRE**

HERAUSGEGEBEN VON

**E. BAUR** (BERLIN), **C. CORRENS** (DAHLEM-BERLIN), **V. HAECKER** (HALLE),  
**G. STEINMANN** (BONN), **R. v. WETTSTEIN** (WIEN)

REDIGIERT VON

**E. BAUR** (BERLIN)

IN VERBINDUNG MIT

**H. NACHTSHEIM**-BERLIN (REF. ZOOL.), **E. SCHIEMANN**-BERLIN (NEUE LITER.),  
**G. STEINMANN**-BONN (REF. PAL. NEUE LITER. PAL.),  
**R. v. WETTSTEIN**-BERLIN (REF. BOTANIK)

**LEIPZIG**  
**VERLAG VON GEBRÜDER BORNTRAEGER**

1922

# Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre

---

Die „Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre“ erscheint in zwanglosen Heften, von denen vier bis fünf einen Band von etwa 20 Druckbogen bilden.

Manuskripte, zur Besprechung bestimmte Bücher und Separata, sowie alle auf die Redaktion bezüglichen Anfragen und Mitteilungen sind an

**Prof. Dr. E. Baur, Berlin N 4, Invalidenstraße 42.**

Landwirtschaftliche Hochschule

zu senden, alle geschäftlichen Mitteilungen an die

**Verlagsbuchhandlung Gebrüder Borntraeger in Berlin W 35,**

**Schöneberger Ufer 12a.**

Die Mitarbeiter erhalten für Originalabhandlungen und kleinere Mitteilungen ein Bogenhonorar von 64 Mk., für Referate 96 Mk., für Literaturlisten 128 Mk. Bei Originalabhandlungen von mehr als drei Druckbogen Umfang wird nur für die ersten drei Bogen Honorar gezahlt. Dissertationen werden nicht honoriert.

Der durch Textfiguren und größere Tabellen eingenommene Raum wird nur bis zu einem Umfang von je einer Seite pro Bogen honoriert.

Außergewöhnlich hohe Korrekturkosten, die durch unleserliche Manuskripte oder größere nachträgliche Änderungen am Texte verursacht sind, werden vom Honorar im Abzug gebracht.

Die Abhandlungen und kleineren Mitteilungen können in deutscher, englischer, französischer oder italienischer Sprache verfaßt sein. Referiert wird im wesentlichen in deutscher Sprache.

Von den Abhandlungen werden den Autoren 50 Abzüge ohne besonderen Titel auf dem Umschlag kostenfrei geliefert, von den „Kleineren Mitteilungen“ gelangen nur auf besondere, rechtzeitige Bestellung 50 Freiabzüge zur Anfertigung. — Werden weitere Sonderabzüge gewünscht, so ist die Anzahl rechtzeitig, spätestens bei Rücksendung der ersten Korrektur, zu bestellen. Die über 50 Exemplare hinaus gewünschte Anzahl der Separata wird mit 2 Mk. für jeden Druckbogen berechnet. Ein besonderer Titel auf dem Umschlag kostet 30 Mk. Etwa gewünschte Änderungen der Paginierung werden besonders in Ansatz gebracht. Bei mehr als 50 Abzügen gelangt stets ohne besonderen Auftrag ein Umschlag mit besonderem Titel zur Verwendung.

**Einseitig bedruckte Sonderabzüge der „Neuen Literatur“ können von den Abonnenten der Zeitschrift zum Preise von 50 Mk. für den Band bei rechtzeitiger Bestellung bezogen werden.**

# Das Zackelschaf

unter besonderer Berücksichtigung der Zuchten des landwirtschaftlichen  
Instituts der Universität Halle.

Von Dr. Ernst Tänzer und Dr. Walter Spöttel.

(Aus dem Institut für Tierzucht und Molkereiwesen.)

(Direktor Prof. Dr. G. Frölich.)

(Eingegangen am 20. September 1921.)

## Inhaltsverzeichnis.

	Seite
Einleitung . . . . .	90
Abstammung der Zackelschafe . . . . .	90
Die Formen der Zackelschafe . . . . .	93
1. Das kretische Zackelschaf . . . . .	94
2. Das ungarische Zackelschaf . . . . .	96
a) Das primitive ungarische Zackel . . . . .	96
b) Kreuzungen desselben . . . . .	99
3. Das türkische und mazedonische Zackel . . . . .	109
Die Leistungen der Zackelschafe . . . . .	110
1. Vließgewicht und Zusammensetzung der Wolle . . . . .	110
2. Milchleistung . . . . .	114
3. Fleischertrag . . . . .	115
Konstitution und Haltung der Zackelschafe . . . . .	116
Die Zucht der Zackel im Tierzucht-Institut der Universität Halle . . . . .	118
1. Die Zackelzucht bis 1898 . . . . .	118
a) Höhenzackel . . . . .	118
b) Niederungszackel . . . . .	119
2. Die neue Zackelzucht nach 1903 . . . . .	129
3. Die Kreuzungen mit Zackelschafen . . . . .	144
4. Die Wolle der Zackel und ihrer Bastarde . . . . .	170
a) Allgemeine Betrachtungen über Wolluntersuchungen . . . . .	170
b) Die Wolle der älteren Zackel . . . . .	174
c) Die Wolle der jüngeren Zackel . . . . .	178
d) Die Wolle der Zackelkreuzungen . . . . .	182
5. Vergleich der alten und neuen Zackelzucht . . . . .	188
6. Vererbungstheoretische Ergebnisse aus den Zackelkreuzungen . . . . .	195
Induktive Abstammungs- und Vererbungslehre. XXVIII.	

In seiner Übersicht „Wildschafe und Hausschafe“ hatte Heymons in den Beiträgen zur Wollkunde und Schafbeurteilung für das Zackelschaf u. a. angegeben, daß „zwei lange, in vielen Fällen ganz wagrecht abstehende Hörner mit gerader Achse für diese Tiere charakteristisch“ sind. Gegen diese Beschreibung wendet sich Dettweiler, welcher diese Hornform als künstlich bezeichnet; er sieht sie für eine Spielerei von Hirtenjungen an, die nichts mit der Rasse der Zackel zu tun habe. Zur Klärung dieser Frage regte uns der Direktor des Tierzucht-Instituts der Universität Halle, Herr Professor Dr. Frölich, an, die in dem Haustiergarten gehaltenen Zuchten des Zackelschafes und das in den Sammlungen vorhandene Schädel- und Wollmaterial zu bearbeiten. Weiterhin ergab sich dann noch eine vergleichende Betrachtung der Tiere selbst und ihrer Kreuzungen. Unserem hochverehrten Chef, Herrn Professor Dr. Frölich, möchten wir auch an dieser Stelle für die Anregung und das unserer Arbeit entgegengebrachte Interesse unsern ergebensten Dank aussprechen.

### Die Abstammung der Zackelschafe.

Die ältesten Überlieferungen von Zackelschafen, beziehungsweise von Schafen mit schraubenförmig um die eigene Achse gedrehten und seitwärts abstehenden Hörnern finden sich in den altägyptischen Kulturstätten. Es handelt sich um einige Schädelreste und Darstellungen auf altägyptischen Kunstwerken. Die Schädelreste stammen aus den Küchenabfällen von Toukh aus der untersten als durchaus prähistorisch angesehenen Schicht der Ablagerung (neolithisch). Darstellungen des altägyptischen Schafes finden sich auf der Schieferplatte von Gizeh aus der Negadazeit, ca. 5—6000 v. Chr., ferner auf den Platten von Sakkarah 663—526 v. Chr. (vergl. Reinhardt Tafel 23) und auf einigen Papyri.

Keller hält diese Tiere für domestizierte Mähnschafe (*Ammotragus lervia* Pall [*tragelaphus*]). Nach ihm soll sich hier die Einwirkung menschlicher Kultur bemerkbar gemacht haben, „da sie zackelförmig erscheinen, aber doch eine Halsmähne besitzen“. Als weiteren Beweis seiner Ansicht, daß die ägyptischen Hausschafe vom Mähnschafe abstammen, führt er u. a. an, daß nach Thilenius die alte *Tragelaphus*-Rasse mit horizontal abstehenden Zackelhörnern, wie sie auf den alten ägyptischen Darstellungen zu finden war, noch heute als Hausschaf am oberen Nil vorkommt.

Aus dem oben Gesagten ist nicht ersichtlich, ob Keller die Ansicht vertritt, daß das Gehörn der ägyptischen Schafe künstlich gedreht ist und auf diese Weise eine zackelähnliche Form zustande kommt.

Die heute lebenden Zackelschafe leitet Keller von dem transkaspischen Steppenschaf, dem Arkal, ab, glaubt allerdings durch gewisse Abweichungen eine Einwirkung altägyptischer Schafe erkennen zu können.

Das altägyptische Hausschaf (*Ovis longipes palaeoegypticus*) stimmt mit dem Zackelschaf in Hornbildung und Langschwanzigkeit überein, unterscheidet sich jedoch von ihm im Haarcharakter, ersteres ist stichelhaarig, letzteres hat eine langabgewachsene Wolle. Außerdem hat das ägyptische Hausschaf eine mehr oder weniger ausgeprägte Mähne.

Gegen die Ausführungen Kellers haben Duerst und Gaillard gewichtige Argumente angeführt. Die beiden Verfasser leiten das vorpharaonische Schaf ab vom *Ovis vignei* (Indusgebiet, Klein-Tibet und Hindukusch). Die Abstammung vom Mähnschaf lehnen sie auf Grund einer Reihe osteologischer, morphologischer und physiologischer Argumente ab.

Was die osteologischen Merkmale anbelangt, so wird hervorgehoben, daß die Hörner des Mähnschafes denen der Ziegen bedeutend näher stehen als denen der Schafe. Wichtige Unterscheidungsmerkmale sind folgende: Bei sämtlichen Schafen ist das linke Horn rechts und das rechte Horn links gewunden, während beim Mähnschaf wie bei den Antilopen das rechte Horn rechts, das linke links gewunden ist und zwar so, daß sich die Spitzen einander nähern. Ferner hat das Horn des Mähnschafes an der Basis einen mehr viereckigen Querschnitt im Gegensatz zu dem mehr dreieckigen der echten Schafe. Auch findet sich bei dem Mähnschafhorn keine vorspringende Leiste, zumal nicht gegen die Basis. Die Runzeln der Hörner sind beim Mähnschaf wenig ausgeprägt. außen, an der Basis und an den Rändern ist das Horn glatt. Das Innere des knöchernen Hornzapfens ist beim Mähnschaf mit einer schwammigen Spongiosa angefüllt, die sich an der Spitze zu einer Diploe verdichtet, während bei den Schafen der Knochenzapfen kompakt ist.

In dem Fehlen der Tränengrube schließt sich das Mähnschaf ebenso wie in der Ausbildung der Zähne an die Ziegen an (vergl. Duerst und Gaillard).

Die Darstellung einer Mähne bei den Hausschafen in den altägyptischen Überlieferungen kann keineswegs als stichhaltiger Beweis für eine Abstammung vom Mähnschaf gelten, da auch bei verschiedenen

Wildschafen z. B. *Ovis vignei* eine Mähne vorkommt und ferner auch die künstlerische Darstellung der Mähne nicht mit der des Mähnschafes übereinstimmt, vielmehr an die des *Ovis vignei* erinnert. Außerdem stellten die alten Ägypter das Mähnschaf selbst mähnenlos dar.

Die Langschwänzigkeit des Mähnschafes als beweisführendes Argument für eine Abstammung von diesem ist wegen der außerordentlich starken Variabilität des Schwanzes nicht stichhaltig. Die Herleitung der ägyptischen Schafe von dem Mähnschaf erscheint auch aus physiologischen Gründen nicht möglich, weil das Mähnschaf sich zwar mit Ziegen paart, nicht aber mit Hausschafen. Letzteres haben die Versuche von Milne Edwards und von Kühn im Halleschen Haustiergarten erwiesen.

Während der Nachweis, daß die altägyptischen zackelhörnigen Hausschafe vom Mähnschaf nicht abstammen, überzeugend geführt ist, sind die Argumente, die für eine Ableitung derselben vom *Ovis vignei* sprechen, mehr allgemein gehalten. Die beiden Autoren sagen: „Die Bildung der Frontalia, Lacrimalia, Nasalia und Praemaxillaria ist durchaus gleichartig, auch weisen die Lacrimalia eine ungemein tiefe Tränen-grube auf.“ „Die Hornzapfen von dreieckigem Querschnitt mit abgerundeten Ecken sind durchaus dicht, d. h. mit einer kleinlückigen Spongiosa angefüllt und nur an der Basis befindet sich meistens ein kurzer sackartiger Sinus. Die Spirale, welche die Hörner beschreiben, ist normal, d. h. das rechte Horn ist links, das linke rechts gewunden, also umgekehrt wie bei *Ammotragus*.“

Auch im äußeren Habitus soll sich das Wildschaf dem altägyptischen Schafe sehr nähern. In der Färbung stimmt es mit den noch lebenden langbeinigen ägyptischen Hausschafen mit gedrehten Hörnern überein. Diese finden sich heute nur noch in dem Gebiet von Ober-Ägypten bis zum Somaliland und zwischen der Sahara und dem afrikanischen Urwalde.

Da das zackelhörnige ägyptische Hausschaf zur Zeit der 12. Dynastie durch Fettschwanzschafe verdrängt wurde, so fehlen in den späteren Jahrhunderten, ungefähr seit der Zeit der 18. Dynastie, überhaupt Abbildungen des ägyptischen Schafes.

Für die Herleitung des ägyptischen Hausschafes von einem asiatischen Wildschaf könnte weiter noch angeführt werden, daß sich auch heute noch langbeinige Schafe mit zackelartigen Hörnern in Asien finden.

Nach Duerst und Gaillard entstammt das Zackelschaf vermutlich einer Kreuzung des altägyptischen Hausschafes mit dem Fettschwanz-



schaf Ägyptens zur Zeit des mittleren Reiches. Das Zackelschaf stellt nach ihnen eine aus dem altägyptischen Schaf herausgezüchtete Kulturform dar, unter Heranziehung des erwähnten Fettschwanzschafes. Wenn man auch gewisse osteologische Merkmale übereinstimmend bei Zackel- und altägyptischen Schafen feststellen kann, so sind doch folgende Unterschiede zu erwähnen: Der Querschnitt der Hornzapfen ist mehr rund als dreieckig wie der des Langbeinschafes, seine Spitze liegt in der scharfen Kante, die schraubengewindeförmig um den Zapfen herumläuft. Ferner ist die Drehung beim Zackelgehörn bedeutend stärker. Im Gegensatz zu den glatthaarigen ägyptischen Schafen ist das Zackelschaf langwollig. Letztere Eigenschaft könnte vielleicht als eine Folge der Kreuzung mit dem langwolligen Fettschwanzschaf erscheinen. Wenn auch der Zusammenhang zwischen dem altägyptischen Hausschaf mit dem Zackel wahrscheinlich ist, so fehlt es doch noch an sicheren Beweismitteln.

### Die Formen der Zackelschafe.

Dafür, daß das Zackelschaf im südöstlichen Europa ursprünglich nicht heimisch gewesen ist, spricht, daß die alten griechischen Schriftsteller es nirgends erwähnt haben. Auch auf archäologischen Überlieferungen, Denkmälern und Münzen der Städte von Kreta und der griechischen Inseln hat man nach Duerst und Gaillard nirgends Darstellungen gefunden, die in Beziehung zum Zackel gebracht werden könnten.

In Plinius' „*Historia naturalis*“ finden wir das Drehhorn „*Strepsiceros*“ erwähnt, welches bei den mangelhaften zoologischen Kenntnissen der Römer auch eine Antilope sein könnte.

Bis zu Belons Zeiten läßt sich das Zackelschaf mit Sicherheit nicht nachweisen. Dieser Forschungsreisende und Gelehrte fand es zuerst auf dem Ida-Gebirge auf Kreta. Wie es sich dann weiter verbreitete und insbesondere nach Südeuropa gelangte, ist nicht bekannt. Rohde vermutet, daß es schon mit den Magyaren nach Europa verbreitet wurde, daß es also über Asien zu uns gelangt ist.

Fitzinger nimmt als seine ursprüngliche Heimat den südöstlichen Teil von Europa an; dieses steht jedoch im Widerspruch zu dem oben Angeführten und hat aus zoologischen und archäologischen Gründen keine Wahrscheinlichkeit für sich. Auch die Auffassung Fitzingers, das Zackelschaf als selbständige Art anzusehen, worin er sich Linné

anschließt, kann nicht als berechtigt angesehen werden, es handelt sich vielmehr hier nur um eine Rasse des Hausschafes. Ersterer unterscheidet das kretische, wallachische und türkische Zackelschaf, sowie das ungarische Rascoschaf. Die beiden ersteren sieht er als Lokalformen, die beiden letzteren als Bastarde an.

Nach Fitzinger findet sich das kretische Zackelschaf außer in Kreta in einem Teil von Griechenland bis in die Türkei hinein, sowie in einigen Gegenden von Kleinasien.

Das kretische Zackelschaf (*Ovis strepsiceros cretensis*) wird als 0,74 m hoch und 1,11 m lang (vom Scheitel bis Schwanzwurzel) von Fitzinger beschrieben. Es übertrifft das deutsche Landschaf an Größe. Der Widerrist springt kaum vor und der Rücken ist schwach eingesenkt, die Kruppe ist etwas höher als der Widerrist.

Der Kopf hat eine ziemlich gestreckte Form und läuft in eine spitze schmale Schnauze aus. Der Nasenrücken ist etwas geramst, die Ohren sind verhältnismäßig kurz, schmal und ziemlich seitlich und etwas nach abwärts geneigt. Die Hörner gehen von sehr nahe nebeneinander stehenden Hornfortsätzen aus, sind an ihrer Basis sehr stark und weisen eine schraubenförmige Drehung auf. Zunächst beschreiben sie, sich nur wenig über den Scheitel erhebend, eine sich ziemlich weit von den Seitenteilen des Kopfes entfernende Spirale nach vorn und gehen dann in langgezogener Windung gerade in die Höhe. Beim Bock stellen die Hörner ein aus 7, beim Schaf aus 5 Umgängen bestehendes Spiralgewinde dar. Sie sind beinahe dreiseitig, etwas flach gedrückt und von zwei Längsfurchen (Kanten) durchzogen. Bei den Schafen sind die Hörner kürzer, weniger stark als bei den Böcken und erscheinen auch flacher.

Zu der Beschreibung der Hörner steht die beigegebene Abbildung des Bockes insofern in Widerspruch, als das Horn auf der linken Seite zunächst rechts gewunden, das rechte links gewunden ist, daß dann aber die Spiraltour in die entgegengesetzte Drehung übergeht. Da auf die Eigentümlichkeit der Verfasser nicht hingewiesen hat, so ist anzunehmen, daß es sich um einen Irrtum der Zeichner handelt, daß also die Spiralwindung der Hörner ihre ursprüngliche Richtung beibehält.

Die Abbildungen und Darlegungen von Fitzinger gehen auf die der älteren Autoren wie Buffon, Demarest und Schreber zurück. Die beiden letzteren stützen sich wieder auf Buffon. Nach den Buffonschen Abbildungen besteht ein großer Unterschied in der Ausbildung der Hörner bei den verschiedenen Geschlechtern. Bei den

Böcken steigen die Hörner perpendikulär und fast parallel untereinander in die Höhe, während sie bei den weiblichen Tieren gerade aufwärts stehen und schräg nach hinten verlaufen. Diese Darstellung ist also bis in die neueste Zeit übernommen worden, so daß wir sie auch noch bei Bohm wiederfinden. Bei diesem ist jedoch nicht mehr auf den so auffallenden Unterschied der Geschlechter in der Ausbildung der Hörner hingewiesen. Diese Darstellungen der Hörner des Bockes vom kretischen Zackel stimmen weder mit den Abbildungen von Belon, Angyalffy und Göze, noch mit Weckherlins Abbildungen überein.

Belon, welcher die kretischen Zackel auf seiner Reise in Kreta selbst kennen gelernt hat, bildet ein fast gerades, steiles rundes Horn mit Spiralfurchen ab. Solcher Furchen zählt man von der Basis bis zur nicht perfekten Spitze 7—8.

Wagner sagt allgemein von den Zackelschafen, daß die Hörner sich an ihrer Basis nähern und, je höher sie aufsteigen, sich immer mehr voneinander entfernen. Die einzelnen Hörner sind gerade und dabei schraubenförmig um sich selbst gewunden. Im männlichen Geschlecht sind die Zackelhörner größer als bei den weiblichen Tieren.

Die von Demarest und Schreber kopierten Buffonschen Abbildungen stammen diesem zufolge von einem Zeichner, der sie ihm geschickt hat. Letzterer sei aber gleich darauf gestorben, so daß er nicht kontrollieren konnte, ob eine solche Rasse wirklich in der Wallachei vorhanden sei oder ob diese Zeichnung nur zufällige Formen einzelner Individuen darstellten.

An den Abbildungen Buffons haben Wagner und W. von Nathusius Kritik geübt. Die Hornform des „angeblich männlichen Tieres“ ist seit jener Zeit von keinem Beobachter, wie W. von Nathusius meint, wieder angetroffen. Er bezeichnet es als „zweifelhaft, wieviel an diesem Bilde auf Rechnung des Zeichners zu setzen ist“. von Nathusius bezeichnet diese oben erwähnte Ausbildung in dieser Art für eine Unmöglichkeit. Das angeblich weibliche Tier hält er für ein männliches Zackelschaf „mit einer oft vorkommenden Hornform“.

Bei der von Buffon in die Literatur eingeführten Darstellung, die „wie die Seeschlange durch die Zeitungen, durch die gesamte darauf bezügliche Literatur“ gegangen ist, hat W. von Nathusius mit Recht darauf hingewiesen, daß eine derartige Ausbildung der Hörner von einem anderen Beobachter niemals wieder gesehen worden ist. Die Vermutung ist also berechtigt, daß das reinblütige kretische Zackelschaf bezüglich seiner Hornausbildung nicht wesentlich vom Typ der später

zu besprechenden Zackelschafe abweicht. Bei den Buffonschen Abbildungen kann es sich entweder um einen Irrtum des Zeichners handeln, wie schon W. von Nathusius vermutet hat, oder um künstlerische Spielerei, oder schließlich um künstliche Umgestaltung des Hornes.

Zu der Hornform des kretischen Zackels ist noch zu erwähnen,<sup>p</sup> daß sich zuweilen die Angabe findet: die Hörner machen gewöhnlich sieben Schraubenumdrehungen (Schreber, Fitzinger). Diese Angabe ist vermutlich auf die Belonsche Abbildung zurückzuführen, da dieser von der Basis bis zur Spitze sieben Furchen angibt. W. von Nathusius, wie auch verschiedene ältere Autoren geben an, daß selbst bei alten Widdern nie mehr als der dritte vollendete Umlauf der Spirale des Hornes vorhanden ist.

Diese verschiedenen Angaben beruhen auf einer ungenauen Ausdrucksweise, da man unter Umdrehung vielfach nicht eine volle Kreistour der Spirale verstand, sondern nur die Drehstellen des Hornes. In diesem Sinne sprechen auch noch Duerst und Gaillard von drei Umdrehungen und noch mehr, während die Hörner nur 1—1½ Kreistour ausführen, wie aus den Abbildungen ersichtlich ist.

Über die übrigen Körperformen des kretischen Zackels finden sich noch folgende Angaben: Der Hals ist verhältnismäßig kurz und gedrunken, Glöckchen fehlen. Der Körper ist wenig gestreckt und hochgestellt auf kräftigen Beinen. Der Schwanz reicht bis zu den Sprunggelenken und trägt lange zottige Wolle. Kopf, Ohren und Beine bis über Knie und Ferse hinauf sind mit kurzen, glattanliegenden Haaren von dunkelbrauner, oft schwärzlicher Farbe bedeckt. Auf dem übrigen Körper findet sich eine lang abgewachsene, grobe, weiße, schwarze oder graue Mischwolle in schon recht dichtigem Stande auf der Haut.

Gegenüber dem kretischen Zackelschaf finden sich bei dem ungarischen Zackelschaf keine wesentlichen Unterschiede.

Gentebrück<sup>1)</sup> hat letzteres 1799 wie folgt beschrieben: „Ein ungarisches Schaf ist beinahe eine Faust höher denn ein deutsches, auch länger und dicker, mit hohen Füßen; auf dem Kopf haben sowohl die Widder oder Schafböcke als auch die Zuchtschafe oder Schafmütter zwei geradestehende und vom Kopf bis an das spitzige Ende etwas breit gedrückte gewundene oder gedrehte weißbraune Hörner, so den Lämmern gleich in den ersten Monaten zu wachsen pflegen. Ihre Wolle

<sup>1)</sup> Zitiert nach v. Rodiczky.

ist langzottig und grob.“ Nach dem genannten Autor sind die Zackelschafe etwas dauerhafter als die deutschen Schafe.

Germershausen weicht im wesentlichen nicht von der Beschreibung Gentebrücks ab. Die Wolle wird von ihm als ziemlich grob und 13—16 cm lang angegeben.

Korth beschreibt das ungarische Zackelschaf als hochbeinig, langzottig. Im übrigen stützt er sich auf Gentebrück.

Nach Giebel hat das Zackelschaf einen großen ansehnlichen Körperbau, ziemlich hohe Beine und eine bisweilen bis auf die Erde herabhängende Kammwolle. Das auffallendste Merkmal sind die Hörner. Diese sind an ihrer Basis genähert, entfernen sich aber immer weiter voneinander, so daß ihre Spitzen weit voneinander abstehen. Das Horn ist gerade und schraubenförmig um sich selbst gewunden. Die Länge des Zackelwidders beträgt 3' 6", die Höhe 2' 4".

Ausführlicher schildert Fitzinger das ungarische oder wallachische Zackelschaf, welches von ihm als *Ovis strepsiceros dacicus* beschrieben wird. Von dem kretischen Schaf der Fitzingerschen Darstellung unterscheidet sich nach ihm das ungarische durch geringere Größe und die etwas verschiedene Ausbildung der Hörner.

Der Kopf ist mittellang, die Ohren mäßig lang, schmal und zugespitzt, sie sind seitwärts gerichtet und etwas abwärts geneigt. Beide Geschlechter sind gehörnt. Die Hörner sind beträchtlich lang, gerade und schraubenförmig um sich selbst gewunden, an der Basis stehen sie ziemlich dicht beisammen und wenden sich schon von der Wurzel an in schiefer Richtung nach rück- und aufwärts und weichen dabei seitlich auseinander, so daß ihre Spitzen sehr weit voneinander entfernt stehen. Bisweilen sind die Hörner besonders bei den Schafen sehr stark nach seitwärts geneigt, daß sie beinahe wagrecht gegeneinander stehen. Die schlanken, ziemlich stark flach gedrückten Hörner sind auf der Vorderseite ihrer ganzen Länge nach von einer vorspringenden Kante durchzogen und auf der Oberfläche von Querrunzeln bedeckt. Beim Bock bestehen nach ihm die Hörner meist aus sieben Umgängen, sind aber länger, stärker und weniger abgeflacht als bei dem weiblichen Tier, bei dem außerdem eine geringere Zahl von Umgängen sich findet. Beim Bock erreichen sie oft eine Länge von 97 cm. Der Hals ist ziemlich kurz und dick, Glöckchen fehlen. Der Leib ist nur wenig gestreckt, verhältnismäßig dick und voll. Der Widerrist hebt sich nur unwesentlich hervor. Der Rücken ist kaum eingesenkt und die Kruppe nur wenig höher als der Widerrist. Die Beine sind ziemlich hoch und

kräftig. Der Schwanz reicht ziemlich weit unter das Sprunggelenk und ist zottig behaart. Gesicht, Ohren und Unterfüße sind mit kurzen, glatt anliegenden Haaren bedeckt, der übrige Körper mit einer groben, lang abgewachsenen Mischwolle besetzt. In der Regel sind Gesicht und Beine schwarz, bisweilen auch der ganze Kopf und selbst ein Teil des Halses. Die übrigen Körperteile sind schmutzig weiß, ins Gelbliche spielend; doch ist die Färbung nicht selten auch einfarbig schmutzig weiß. Die Körperlänge schwankt zwischen 84 und 93 cm; die Schulterhöhe zwischen 53 und 58 cm. Bisweilen kommen aber auch größere Formen vor mit einer Körperlänge von 95—111 cm, mit einer Schulterhöhe von 63—74 cm. Nach Schmidt (zitiert nach Wagner) ist das ungarische Zackelschaf 84—92 cm lang und 53—58 cm hoch.

Weitere Angaben über das moldauische und ungarische Zackelschaf macht Bohm, welcher es als *Ovis strepsiceros hungaricus* unterscheidet. Es handelt sich um ein Tier von 0,785 m Schulterhöhe und 0,78 m Länge von der Bugspitze bis zum Sitzbein im männlichen Geschlecht. Die Hörner sind beim Bock in schraubenähnlichen engen Windungen um die eigene Längsachse fast horizontal seitlich in gerader Linie vom Kopf abgewachsen. Beim Schaf dagegen sind die ebenfalls geraden Hörner weniger als halb so dünn und kaum halb so lang; sie wachsen aber nicht seitlich vom Kopf ab, sondern bilden zusammen einen Neigungswinkel von 35—40°.

Die Wolle, in stark überwiegender Masse aus groben, nur wenig gewellten Grannenhaaren bestehend, erreicht in Jahresschur eine Länge von 23 cm. Das Wollhaar wird dabei 12—14 cm lang. Die Wolle ist schmutzig weiß; Kopf, Ohren und Beine sind mit glatten, kurzen, dunklen, oft schwarz gefärbten Haaren, namentlich bei den männlichen Tieren, besetzt, während die Schafe hier auch meist weiß gefärbt sind.

Aus den Angaben der verschiedenen Autoren geht hervor, daß das ungarische Zackelschaf mancherlei Abweichungen in der Ausbildung der Hörner und deren Stellung zueinander aufweist und daß auch die beschriebenen Tiere in ihren sonstigen Körperformen voneinander differieren. Auch die Angaben, die Fitzinger über die Körpermaße macht, zeigen beträchtliche Schwankungen. Vielleicht sind Haltung, Fütterung und Umgebung, vielleicht auch Einkreuzungen fremden Blutes als bestimmend für die Ausbildung dieser Unterschiede anzusehen. Nach von Rodiczky ist in der Beschreibung von Gentebrück der Typus des reinen ungarischen Zackelschafes am zutreffendsten geschildert.

Das Zackelschaf, das von Rodiczky als das autochthone Schaf des südöstlichen Europas bezeichnet wird, war anscheinend in früheren Jahrhunderten in ganz Südosteuropa bis nach Böhmen und Mähren hinein weit verbreitet. Nach Germershausen soll es sogar in deutschen Ländern gehalten worden sein.

Speziell für Ungarn galten die Zackelschafe für ein Jahrtausend hindurch als der Haupttyp ungarischer Schafe überhaupt. So beschrieb es Franz von Pethe zu Anfang des 19. Jahrhunderts als „Magyar juh“ (ungarisches Schaf) und Ribbe 1825 als das ungarische Nationalschaf. Nach 1825 lebten nach Korth die Zackelschafe besonders in den Gegenden der Theiß, ferner in Siebenbürgen und in Syrmien. Die größten und beträchtlichsten Herden (über 1 Million) wurden dem gleichen Verfasser zufolge in Siebenbürgen und in den Karpathen, besonders in der Gegend Kronstadts gehalten, wo die meisten Pässe nach der Wallachei führen.

Im Laufe der Zeit sind die Zackelschafe jedoch stark zurückgedrängt worden. 1868 berichtet May, daß in einigen Gebieten Ungarns die Zackelschafe schon sehr abgenommen haben. In dem westlichen Teil Ungarns, jenseits der Drau, wurden sie fast allgemein nicht mehr gehalten und von den veredelten deutschen Landschaften und den Merinos verdrängt.

Die Verdrängung wurde allmählich eine so vollständige, daß heute, wie von Rodiczky sagt, „das Zackelschaf in die äußeren Thünenschen Ringe vertrieben wurde, wo es das Auge der Gelehrten entweder gar nicht oder nur ab und zu flüchtig erblickt“. Nach demselben Autor hat sich das Schaf nur an wenigen Stellen reinrassig erhalten, am urwüchsigsten auf der großen Pußta bei der Freistadt Debreczin („Flachlandzackel“).

Kovácsy ist der Ansicht, daß sich das Zackel noch am charakteristischsten auf der Ebene von Alföld erhalten hat und auch noch ziemlich reinrassig vorkommt in der Pußta von Hortobagy, in den Komitaten Arad, Békés und Csongrád. Es erreicht in diesen Gebieten eine Widerristhöhe von 80—85 cm bei Böcken und von 70—78 cm bei den Muttertieren. Die Rumpflänge beträgt 85—90 cm bei den Böcken und 80—85 cm bei den Muttertieren. Die Böcke wiegen 120—140 Pfd., die Schafe 90—100 Pfd.

Das sogenannte ungarische Rasca-Schaf Fitzingers und Korths soll eine Kreuzung des wallachischen Zackelschafes mit dem deutschen Schaf sein. Demgegenüber weist von Rodiczky darauf hin,

daß man von einer Rasca-Varietät nicht sprechen könne, da Rasca den ungarischen Sammelnamen für das Zackelschaf bedeutet. Unter Rasca oder Zackel versteht man also nicht nur die erwähnte Kreuzung, sondern jede beliebige Kreuzung von Schafrassen mit dem original-ungarischen Zackelschaf, sowie auch dieses selbst.

Einer der Gründe für die starke Kreuzung der reinen Zackelschafe in Ungarn ist vielleicht in eigentümlichen wirtschaftlichen Verhältnissen Ungarns zu suchen. Die Schäfer durften unter den Schafen ihres Gutsheeren einen gewissen Anteil eigener Schafe halten. Es lag in der Natur der Sache, ja es wurde als selbstverständlich angenommen, daß dann stets die besten Stücke der Herde dem Schäfer gehörten. Wechselte dieser den Hof, so nahm er diese mit und der neu antretende Schäfer brachte seine Tiere dazu. Auf diese Weise fand eine ständige Durchkreuzung der Schafe und damit eine Änderung des Typs statt. So kann es nicht verwundern, daß vielfach die Zackelschafe noch als reinblütig ausgegeben werden, während sie schon infolge der eigentümlichen Praxis der Schäfer vielfach durchkreuzt sind. Ein solcher Modus war jedoch nur in den gewöhnlichen Schäfereien, wo weder an eine Numerierung noch eine Registrierung gedacht wurde, zu finden. Der reine Zackeltyp konnte sich nur an den Stellen erhalten, wo eine sorgfältige Züchtung mit Registrierung gehandhabt wurde und wo nicht wirtschaftliche und sonstige Verhältnisse zu einer planmäßigen Einkreuzung fremden Blutes führten.

Das typische Zackelschaf findet sich unverändert heute nur noch dort, wo man dieses in Reinzucht weitergezüchtet hat (Debreczin). Je mehr fremdes Blut eingekreuzt ist, seien es Landschaf-Schläge, seien es englische oder Merinorassen, umsomehr entfernt sich das Schaf von dem ursprünglichen Typ und zwar in um so höherem Grade, je stärker der Einschlag fremden Blutes ist.

Nach Kovácsy gab es bis zum Ende des 18. Jahrhunderts „in Ungarn nur eine einzige einheimische, die Raczka-Rasse, *Ovis strepsiveros* neben *Ovis aries*“. Es scheint also neben dem Zackelschaf, das ja vermutlich in Ungarn nicht autochthon ist, noch ein primitives ungarisches Landschaf gegeben zu haben, das sich mehr oder weniger mit dem Zackel vermischt hat. Mit der Einführung fremder Schafrassen nach Ungarn wurde die Möglichkeit zu neuen Kreuzungen geboten.

Nach geschichtlichen Urkunden wurden 1666 durch den Erzbischof von Gran feinwollige Paduaner Schafe zum ersten Male eingeführt. In den späteren Jahrzehnten sind wiederholt feinwollige Schafe (Paduaner,



Sizilianische Schafe) eingeführt worden, bis schließlich 1773 die spanischen Merino durch Maria Theresia Eingang fanden.

Die wallachischen Zackelschafe sind nach Giebel wenig von dem ungarischen verschieden. Die Böcke haben, horizontal vom Kopf abstehend, zwei große Windungen bildende Hörner, die Schafe sind ungehörnt oder weisen nur kleine halbmondförmige Hörner auf. Ihr Körperbau ist weniger ansehnlich und die Wolle auch kürzer, dafür aber, wie Wagner angibt, dichter.

Nach Bohm sollen die Hörner eine Drehung um die Längsachse aufweisen, jedoch ist die  $\frac{5}{4}$ fache Spirale, welche das Horn bildet, bedeutend mehr seitlich ausgezogen. Die weiblichen Tiere sind in der Regel ungehörnt.

Ebensowenig wie das sogenannte Rasca-Schaf Fitzingers darf wohl das wallachische Zackelschaf, das Giebel und Bohm von dem ungarischen Zackelschaf abgliedern, als eine besondere Varietät desselben angesehen werden, vielmehr handelt es sich auch hier wohl um eine Kreuzung.

Noch verhältnismäßig urwüchsig und primitiv haben sich die Zackelschafe in den Gebirgen der Donauländer erhalten, wo auch die Einkreuzung fremden Blutes noch verhältnismäßig schwach ist.

Als besonders gute Schafe beschreibt von Rodicyky die Zackel von Grasac, im Karstgebiet Kroatiens. Von diesen Tieren gibt er folgende Körpermaße: Schulterhöhe 60—64 cm, Kreuzhöhe 63,5, Rumpflänge 67—72, Rumpftiefe 30—32, Brusttiefe 17—17,5, Hüftbreite 16—17 und Gürtelmaß 80—82 cm. Die Böcke sind schwarzköpfig, mindestens schwarz gefleckt, haben eine Kopflänge von 15—17 und eine Gaumenbreite von 8—9 cm.

Die schön gewundenen Hörner stehen seitwärts am Kopf, die Entfernung ihrer Spitzen beträgt 50—54 cm und die Länge des einzelnen Hornes 27—28 cm. Auf den beigegebenen Abbildungen hat das eine Tier typische, allerdings für einen Bock sehr schwach entwickelte Zackelhörner, während das andere seitwärts gerichtete Hörner aufweist, die anscheinend in offener Spirale etwas merinoähnlich verlaufen. Die Tiere haben ein kräftiges langes Grannenhaar und verhältnismäßig reiches Unterhaar.

Bezüglich Bosniens (Fig. 1) wird angegeben, daß jeder Bezirk seinen eigenen Zackelschafschlag hat. Das Lebendgewicht der Travniker-Zackelböcke, die nur bis zu 24 Monaten zur Zucht benutzt werden, beträgt im Alter von 17—24 Monaten 100—120—140 Pfd.

Ihre Widerristhöhe mißt 76—85 cm und die Körperlänge 98—118, ihr Brustumfang in Wolle beträgt 90—105 cm und die Beckenbreite 21—25 cm.

Die zweijährigen Mutterschafe haben ein Gewicht von 120 Pfd., eine Widerristhöhe von 73 cm, eine Körperlänge von 105 cm, ein Gürtelmaß von 83 cm und eine Beckenbreite von 21 cm.

Die Cupreser Zackelschafe erreichen im männlichen Geschlecht ein Gewicht von 110—140 Pfd. Die Widerristhöhe der Böcke beträgt 86—95 cm und die Rumpflänge 107—115 cm. Die Mutterschafe sind 90—100 Pfd. schwer, sie erreichen eine Widerristhöhe von 70—84 cm, eine Rumpflänge von 98—107 cm und ein Gürtelmaß von 96—109 cm. Die Zulassung der Muttern erfolgt sehr spät im Herbst und die Abammung erst von der zweiten Hälfte des April bis Mai. Die Lämmer läßt man ca. 50 Tage saugen.

Den beigegebenen Photographien zufolge waren die Tiere im Gesicht dunkel gescheckt und neben Tieren mit typischen Zackelhörnern fanden sich auch hornlose Individuen.

Donner gibt folgende Maße zweier Lika-Böcke (Karstgebiet): Schulterhöhe 64 und 63 cm, Kreuzhöhe 63,5 und 63,5 cm, Rumpflänge 72 und 67 cm, Rumpftiefe 32 und 30 cm, Brusttiefe 17,5 und 17 cm, Hüftbreite 17 und 16, Gürtelmaß 82 und 80 cm. Die Böcke sind schwarzköpfig, mindestens sind sie schwarz gefleckt. Die Kopflänge beträgt 15—17 cm, die Gaumenbreite 8—9 cm.

Auf Grund eingehender Skelett- und Wolluntersuchungen kommt Mehmedbašić zu dem Schluß, daß man es bei den bosnisch-herzegovinischen Schafen der Gebiete Gacko, Stolac und Travnik mit drei Schlägen zu tun habe, die sich hauptsächlich durch das Horngewicht und die Wollänge unterscheiden. Die schwersten Hörner und die längste Wolle besitzt das Vlasicér (Travnik) und die leichtesten Hörner und die kürzeste Wolle das Stolacer Schaf. Der Verfasser spricht sich für Reinzucht und Zuchtwahl aus.

In Serbien unterscheidet Dettweiler acht verschiedene Schläge, die teils rein, vielfach auch in Übergängen und Mischungen vorhanden sind. Am verbreitetsten ist ein weißes Schaf mit schwarzen Abzeichen am Kopf und den Beinen. Während die Schafe ausnahmslos ungehörnt sind, ist die natürliche Hornform der Böcke die unserer Merinos. Das Lebendgewicht der Böcke beträgt 80—150 Pfd., das der Muttern 40—74 Pfd. Das geringe Gewicht führt der genannte Gewährsmann auf die lange betriebene Inzucht zurück.

Die Zackelschafe Transsylvaniens und Ober-Ungarns sind durch zahlreiche Kreuzungen stark verändert. Es handelt sich gewöhnlich um ein kleines, unscheinbares Tier, nur in den Gebirgsgegenden der Komitate Krassó-Szoerény und Torontál ist es größer. An einigen Stellen ist dieses wohl die Folge der Einkreuzung mit Lincolnschafen. Mit 1½ Jahren werden die Schafe gedeckt.

Das von Fitzinger erwähnte Kreuzungsprodukt des wallachischen oder ungarischen Zackelschafes mit dem deutschen Schaf hat bis auf die Hörner große Ähnlichkeit mit dem wallachischen Zackel, wenn es auch meist etwas kleiner und niedriger gebaut ist. Der Schwanz stimmt völlig überein, auch die Behaarung des Körpers ist sehr ähnlich, nur ist die grobe, zottige Wolle weniger lang, vielleicht etwas

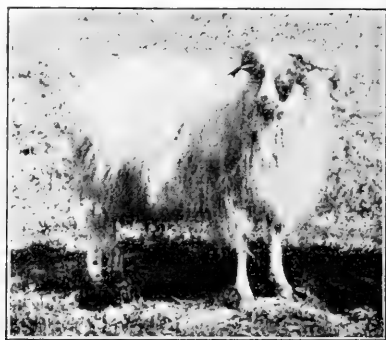


Fig. 1. Bosnischer Zackel (Serajewo).

dichter. Sie ist meist schmutzig weiß, Kopf und Beine dagegen sind nicht selten auch braun oder schwarz. Bei den Böcken sind die Hörner lang, nicht besonders dick und allmählich gegen die stumpfe Spitze hin verschmälert. Von ihrer Wurzel an, wo sie ziemlich nahe nebeneinander stehen, wenden sie sich nach seit- und etwas nach aufwärts und bilden eine ziemlich langgezogene, aber enge, doppelte Spiralwindung. Die Hörner der Mütter sind wohl vorhanden, ähnlich gebildet, doch weniger lang und stark.

Zur Kreuzung mit den mischwolligen Zackelschafen hat man auch Merinoschafe herangezogen. Diese wurden, wie schon oben erwähnt, nach Ungarn durch Maria Theresia 1773 eingeführt und haben sich schon unter ihren Nachfolgern stark verbreitet. Die mit Merinos erzielten Kreuzungsprodukte entsprachen vielfach nicht den gestellten Er-

wartungen; infolgedessen ist man dazu übergegangen, entweder die Zackelschafe ganz abzuschaffen und statt deren reinblütige Merinos zu halten oder man ist mit der Verwendung von Merinoblut in Zackelherden vorsichtiger geworden.

Vielfach sind auch die in den sechziger Jahren des vorigen Jahrhunderts nach Ungarn eingeführten englischen Schafe für Kreuzungen mit dem Zackel herangezogen worden und zwar dienten für diese Zwecke besonders die Southdown-, Hampshire-, Oxfordshire-, Shropshire- und Cotswold-Schafe.

Die sogen. „Horodenka-Rasse“ des Freiherrn von Romacskan hat eine Zeitlang viel von sich reden gemacht. Diese ist hervorgegangen aus der Kreuzung des moldauischen Zackelschafs mit dem Hampshire-downschaf. In der Leistung soll es zwischen beiden Rassen stehen. Im äußeren Habitus zeigt es, Abbildungen zufolge, große Anklänge an den Hampshire-Typ. Nach den Abbildungen ist es in beiden Geschlechtern ungehörnt. Nach von Rodiczky soll sich aber das Horodenka-Schaf ebensowenig bewährt haben wie Kreuzungen mit dem spanischen Merino. Wenn auch bei ersterem eine gewisse Fleischwüchsigkeit erzielt werden konnte, so scheint dieses auf Kosten der Härte, Widerstandsfähigkeit, Milchergiebigkeit und schließlich auch der Fruchtbarkeit zu gehen.

In Bosnien suchte man durch Kreuzung mit dem Horodenka-Schaf das heimische grobwollige und spätreife Zackelschaf frühreifer und geeigneter für die Fleisch- und Wollproduktion zu machen. Nach Photographien hatten die Tiere eine lang abgewachsene zottige Wolle, waren weiß bis auf das schwarze Maul, schwarze Ohren und einen schwarzen Fleck ums Auge. Sie zeigten stark den Landschaftyp, die Muttern waren ungehörnt, der Bock wies ein dunkles, in einer weiten Spirale nach vorn gerichtetes Horn auf. Das Ohr war verhältnismäßig kurz und stand steil ab.

Etwas bessere Erfahrungen scheint man mit den Shropshire-Zackelkreuzungen in Luzska auf der Gräfllich Schönborn-Buchheim-schen Domäne gemacht zu haben. Die Lämmer erwiesen sich als mastungsfähiger als die der Zackel. Während bei einem Fütterungsversuch die Shropshires eine Gesamtzunahme von 64,25 kg zeigten, war die der Zackel 28,5 kg, die der Bastarde 58 kg. Die Zunahme der Bastarde stand also dem Shropshire bedeutend näher als dem Zackel. Auch bezüglich der Wolle erzielten die Bastarde gute Resultate. Der erste Bastard wird geschildert mit geflecktem Gesicht, in allen Schattierungen von licht- bis dunkelbraun.

Englische Cotswolds wurden von der Land- und Forstwirtschaftlichen Gesellschaft für Ostschlesien zu Troppau zwecks Verbesserung des Zackelschafes benutzt. Hierbei sollen gute Erfolge erzielt worden sein. Diese Versuche wurden jedoch durch den Krieg unterbrochen, so daß die Kreuzungstiere unter sich gepaart werden mußten, da Original-Cotswolds nicht mehr eingestellt werden konnten.

Gut bewährt haben sollen sich nach von Rodiczky die Kreuzungen des siebenbürgischen Zackelschafes mit dem langwolligen Lincolnshire. Die Versuche sind jedoch bald wieder abgebrochen.

Für besonders geeignet zu einer Verbesserung des Zackelschafes hält von Rodiczky das friesische Milchschaaf, durch das die Milchergiebigkeit gefördert, das Wollkleid verbessert und das Schur- sowie das Körpergewicht gehoben werden soll.

Schon 1884 wurden ostfriesische Milchschafe nach Ungarn importiert und auch Kovácsy ist der Ansicht, daß die Tiere sich dort gut eingebürgert haben und ihre schweren Körperformen, sowie den guten Milchertrag auch auf ihre Zackelbastarde vererbten. Nach einem Bericht „Die Schafzucht in den Okkupationsländern“ soll sich jedoch der Versuch mit ostfriesischen Schafen in Bosnien nicht bewährt haben, denn diese Tiere zeigten sich für die dortigen Verhältnisse zu empfindlich.

Auch das bucharische Fettschwanzschaf, das „Karakul“, wird zur Zackelkreuzung empfohlen. von Rodiczky und Adametz halten es für unbestreitbar, daß das Zackelschaf die denkbar beste Unterlage für Karakulkreuzungen ist, schon wegen der natürlichen Affinität der beiden Rassen, insbesondere kommen die schwarzen Zackelschafe in Frage. Unter den Zackeln, namentlich den siebenbürgischen soll man Individuen finden, die schon lebhaft an Karakuls erinnern, sogar bis auf einen bescheidenen Fettschwanz. von Rodiczky erwähnt, daß sogar eine der Zackelmüttern der Nagybugaczer Herde als Karakulschaf prämiert wurde!!! Die Einkreuzung von Karakuls kommt vor allem in Bosnien und der Herzegowina in Frage, da hier die Lammfelle als Pelzwerk große Bedeutung haben. Die Karakuls sollen in Bosnien gut fortkommen und die Felle der Kreuzungsprodukte nicht viel weniger wertvoll sein als die der Vollbluttiere. Diese Angaben decken sich nicht mit den Erfahrungen, die im hiesigen Haustiergarten mit Karakul-Zackelkreuzungen gemacht sind. Unter der Voraussetzung der Verwendung reinrassiger Karakuls, die eine typische geschlossene Lockung vererben, wies die F<sub>1</sub>-Generation der erwähnten Kreuzung eine wesent-

liche Verschlechterung des Fellecharakters auf. Auf diese Kreuzungen werden wir später ausführlicher eingehen.

Auch mit Cigaya-Schafen sind vor allem in Siebenbürgen Kreuzungen ausgeführt worden.

Überblickt man nun die Schafformen, die man ungarisch als Rasca zusammenfaßt, so findet man weitgehende Unterschiede in den Körperformen, Kopf, Hornbildung und Konstitution. Was die Hornform anbetrifft, so findet man bei den reingezogenen Zackeln die typischen geraden, um die eigene Achse gedrehten, mehr oder weniger seitlich vom Kopf abstehenden Hörner. Während die verschiedensten Autoren, darunter auch solche, die sich speziell mit der Zucht und Verbesserung des Zackelschafes beschäftigt haben, wie z. B. von Rodiczky, das Wesentliche des Zackelgehörns darin sehen, daß dieses von Natur aus gerade schraubenförmig und um die eigene Achse gewunden ist, will Dettweiler, wie schon oben angedeutet, ein solches Zackelhorn als künstlich gestaltet ansehen. Auf Grund von Reisen (in den Balkanländern) und persönlichen Erkundigungen bei den Hirten ist er zu der Ansicht gekommen, das gedrehte Zackelhorn werde auf die Weise hervorgerufen, daß man den jungen Schafböcken Hornrichter aufsetzt. Er schreibt, „mit der Rasse der Zackelschafe hat diese Spielerei nicht das geringste zu tun und es ist Zeit, daß die betreffenden Angaben aus der Literatur und aus dem Kolleg verschwinden, ehe sie der verdienten Lächerlichkeit anheimfallen“. Die normale Form des Hornes ist nach Dettweiler mit der unserer Merinos übereinstimmend.

Dem gegenüber ist jedoch das Zeugnis der erwähnten ungarischen Autoren anzuführen. Ferner aber ist darauf hinzuweisen, daß die oben beschriebene Ausbildung der Hörner als normale Naturform bei den seit 1903 im Haustiergarten des Landwirtschaftlichen Instituts gehaltenen und gezüchteten Zackelschafen in Erscheinung getreten ist. Die Zackelschafe sind hier in drei Generationen gezüchtet worden, ohne daß eine künstliche Beeinflussung des Hornes stattgefunden hat. Diese schraubenförmigen Zackelhörner sind also durchaus erbeigentümliche Merkmale der Rasse. Selbst bei Kreuzungen kommt zuweilen ein stark zackelähnliches Horn zum Vorschein, worauf wir später noch eingehen werden.

Dafür, daß gelegentlich solche gedrehten Zackelhörner künstlich hervorgerufen werden, spricht ein Schädel des sardinischen Schafes im Besitz von Duerst. Hier ist durch Erweichung und Aufwärtsdrehung der Hörner ein gedrehtes Horn erzeugt. Auch von Rodiczky erwähnt, daß bei dem Cupreßer Schaf die für das Zackelschaf typische Hörner-

bildung vielfach künstlich hervorgerufen wird. An den Kopfen der Hörner kann man nach ihm häufig Bohrlöcher bemerken, durch die im jugendlichen Alter des Tieres eine Darmseile gespannt wurde, um das Horn an seinem Wachstum nach seit- und abwärts zu verhindern.

Die künstliche Bildung des Zackelhorns wird also nur gelegentlich ausgeführt und hat nichts gemein mit der Ausbildung des gedrehten Hornes bei der rein gezüchteten Zackelrasse.



Fig. 2. Ungarische Zackel-Widder (wallachische Rasse) des Herzogs von Sachsen-Koburg-Gotha (Gut Szittuya, Schemnitz, Ungarn). Wiener Weltausstellung 1873.

Als Ziel bei dieser künstlichen Bildung schwebt wohl der Zweck vor, die Zackelschafe zu kopieren oder ein echtes Zackelschaf vorzutäuschen.

Durch zahlreiche Kreuzungen mit anderen Schafrassen hat das Zackelschaf große Formveränderungen erfahren: man nimmt jedoch nicht Anstand, auch den Kreuzungstieren den Namen „Zackel“ beizulegen und versteht heute vielfach unter Zackeln grobwollige Schafe im Gegensatz zu den feinwolligen englischen, Merino- und deutschen Schafen. Diese Kreuzungen haben dann oft mit dem typischen Zackelschaf nur noch den Namen gemein.

Doch findet man noch Tiere, vor allem im Gebirge, die noch große Annäherung an das charakteristische, gerade, schraubenförmig um sich selbst gewundene Zackelhorn zeigen, wie z. B. ein Bock der „wallachischen Rasse“, den der Herzog von Sachsen-Koburg-Gotha von seinem ungarischen Gute Szittuya auf der Wiener Weltausstellung 1873 ausstellte (Fig. 2). Ein anderes Tier desselben Ausstellers entfernte sich bereits von diesem Typ und wies eine mehr nach vorn und oben gerichtete, in weiten offenen Spiralen aufgerollte Hornform auf.

Diese leitet über zu dem Horn des Zackelbockes, den der Baron von Romaszkan auf derselben Ausstellung zeigte (Fig. 3). Hier steht die offene, jedoch schon schärfer ausgebildete Spirale nicht mehr seitwärts vom Kopf ab, sondern schließt sich in ihrer ersten Windung nach vorn und unten schon dichter dem Kopfe an, während die übrige Spirale noch seitlich vom Kopfe absteht.

Wird die Einführung fremden Blutes noch weiter fortgesetzt, so entstehen schließlich Hornformen, deren Spiralwindungen nicht mehr seitlich vom Kopf abstehen, sondern sich, z. B. wie bei Einkreuzung von Merino, mehr dem Kopf nähern.

Da Kreuzungen zwischen Zackelschafen und verschiedenen anderen Schafen in großem Umfange in Ungarn und den benachbarten Gebieten ausgeführt sind, so ist es erklärlich, daß Dettweiler die für das ursprüngliche, reine ungarische Zackelschaf charakteristische Hornform niemals gesehen hat; und infolge der Verwendung des Begriffes Zackel auch für die Kreuzungen hat er die Hornausbildung der Bastarde als für die gesamte Zackelrasse typisch angesehen. Speziell die Zackelschafe, über die er berichtet, haben ein merinoähnliches Horn. Es handelt sich eben um Schafe, die als Grundlage das einheimische Zackelschaf haben, deren Typ aber weitgehend durch Einkreuzung fremder Rassen (Merino?) umgestaltet worden ist. Bei der Verschiedenartigkeit der zur Kreuzung benutzten Rassen ist natürlich auch die Mannigfaltigkeit des sogen. „Zackels“ eine sehr große. Bald sind z. B. beide Geschlechter gehörnt, bald ist nur der Bock gehörnt, bald sind beide Geschlechter hornlos.

Bohm schildert die ungehörnten Zackelschafe, die Baron von Romaczkan 1873 in Wien ausstellte. Letzterer nannte seine Tiere die reine, unvermischte Horodenka-Zackel-Herde. Die ausgestellten Exemplare waren auch, was die Mutterschafe betrifft, größer als alle gehörnten Rassen; die Körperform war länger gestreckt und mehr abgerundet. Die im Leipziger Landwirtschaftlichen Institut gezogenen



Tiere entwickelten sich zu gleicher Größe. Die Farbe der Tiere ist weiß. Ob diese hornlose Form durch Kreuzung oder Selektion entstanden ist, läßt sich nicht feststellen. Es ist jedoch darauf hinzuweisen, daß die Zackelherde, aus der die Tiere hervorgegangen sind, bereits eine Kreuzungsherde ist, wie sich aus der Hornform schließen läßt.

Noch vollkommener als in Ungarn scheint das ursprüngliche Zackelschaf in der Türkei und in Mazedonien verdrängt, bezw. durch Kreuzung verändert zu sein. So hält Fitzinger selbst das türkische Zackelschaf *Ovis strepsiceros tureicus* für einen Bastard zwischen dem kretischen und dem wallachischen Zackel. Nach ihm steht es be-



Fig. 3. Galizische Zackel-Widder des Barons J. von Romaszkan (Horodenka, Galizien).  
Wiener Weltausstellung 1873.

züglich der Körperform zwischen den beiden Stammformen. In der Größe nähert es sich mehr dem kretischen, während es sich in bezug auf die lange Wolle mehr dem wallachischen Schaf anschließt. Die Hörner, welche weniger abgeflacht sind als beim wallachischen, aber nicht so dick und dreiseitig sind wie beim kretischen Zackelschaf, wenden sich von ihrem Grund an bis auf eine ansehnliche Distanz nach seitwärts und bilden, indem sie schraubenförmig sich um sich selbst drehen, eine ziemlich starke Windung nach einwärts, worauf sie sich dann fast parallel nebeneinander nach aufwärts erheben, noch einige langgezogene spiralförmige Umgänge darbieten und sich zuletzt mit der Spitze wieder nach auswärts wenden. Durch diese eigentümliche Windung stehen die Hörner, von der Basis angefangen bis ungefähr zum zweiten Drittel ihrer Länge, weit voneinander ab und behalten von dieser Stelle, wo

sie sich aufwärts erheben, dieselbe Entfernung fast bis gegen ihre Spitze. In den übrigen Körperformen und in der Färbung soll das türkische Zackelschaf mit seinen Ausgangsformen vollständig übereinstimmen.

Es scheint nicht ganz ausgeschlossen, daß Fitzinger diese Tiere wie das kretische Zackelschaf auf Grund von Zeichnungen beschrieben hat, deren Wert nach dem oben Gesagten sehr zweifelhaft ist. Sicherlich handelt es sich hier nicht um reine Zackel, sondern um Kreuzungen mit Landschafen.

Das gleiche ist wohl der Fall bei dem mazedonischen Zackelschaf Bohms *Ovis strepsiceros parnassicus*. Die Hörner gleichen nach ihm zunächst vollständig dem der kretischen Zackel. Während diese sich dann in gerade aufwärts strebender Richtung weiter entwickeln, wachsen sie bei dem mazedonischen in seitlich fortgesetzter großer Spirale, bis sie endlich nach vollendeter doppelter Windung in eine stumpfe Spitze auslaufen. Die Wolle stimmt mit der des kretischen im allgemeinen überein, ist nur noch etwas länger und gröber. Ohren, Gesicht und Beine sind mit kurzen, glattanliegenden Haaren besetzt. Die Färbung der Beine ist stets etwas heller als beim kretischen Zackel, und zwar höchstens gelblich-braun. In der Größe bleibt das Schaf etwas hinter dem letzteren zurück. Verbreitet ist es nach Bohm in der nördlichen Hälfte Griechenlands, sowie den Ejalets Rumili und Selanik.

### Die Leistungen der Zackelschafe.

Wie aus den Körperformen zu ersehen ist, handelt es sich bei dem reinblütigen Zackel um den Vertreter eines typischen, primitiven Landschlages. Dementsprechend sind auch die Leistungen. Immerhin ist die Nutzungsfähigkeit des Zackelschafes eine vielseitige, liefert es doch Wolle, Milch, Dung, Fleisch und das Fell.

In ihren Leistungen zeigen die verschiedenen Zackelformen bedeutende Abweichungen, die von Abstammung, Kreuzung, Haltung und Fütterung bedingt werden. Das kommt auch bei der Beschaffenheit der Wolle und dem Schurertrag zum Ausdruck.

Bei dem kretischen Zackel soll der Wollertrag nicht unbedeutend sein, nähere Angaben darüber fehlen jedoch. Die Wolle wird als viel länger und gröber als bei den deutschen Schafen geschildert. Sie wird daher auch nur zu groben Geweben verarbeitet. Nach Buffon wird

die Wolle der ungarischen Zackel zu den groben weißen weiten langen Röcken der Sklavonier und Ungarn verarbeitet, auch wird sie „zu ihren langen Pelzen, die sie bei gelinder Witterung auswärts tragen, vorgezogen. An diese Pelze nähen sie oft oben ein schwarzes Lammfell, welches sie bei starker Kälte mit dem Fell der Füße um den Kopf als eine Mütze binden. Es werden von diesen Wollen auch rohrhalmsdicke Fäden gesponnen und dazu die langen krausen Flocken der Wolle so eingewebt, daß sie an einer Seite frei hängen und einen Pelz vorstellen, der nicht leicht von Nässe und Hitze am Ofen Schaden leidet, weil die Haut fehlt. Dieses Pelzzeug ist meistens schwarz“.

Über die Leistungen des reinen, ungarischen Zackelschafes schreibt Gentebrück folgendes: „Ihre Wolle ist lang, zottig und grob, daher solche in den Tuchfabriken nicht verwendet wird, sondern es werden dicke wollene weiße Zeuge von besonderen Handwerksleuten, so sie Csapo nennen, zu Mänteln, Röcken der ungarischen Bauern daraus gefertigt, oder Kotzen zu den Bettdecken der gemeinen Leute, auch die Pferde in der Winterzeit damit zu bedecken. Ein solch ungarisches Schaf gibt 2—3 Pfd. Wolle . . . . Sie werden nur einmal geschoren.“

Nach Fitzinger beträgt der jährliche Wollertrag pro Tier durchschnittlich 3 Pfd. Das behaarte Fell spielt als Hauptbekleidungsstück des gemeinen Ungars, Moldauers und Wallachen, insbesondere aber der Hirten, die sogen. Bunda, eine wichtige Rolle. Auch von böhmischen Fuhrleuten wird es als Pelzmantel im Winter getragen. Die gegerbte Haut liefert ein gutes weiches Leder.

Nach Bohm erreicht die Wolle in der Jahresschur eine Länge von 23 cm, während die Unterwolle 12—14 cm lang wird.

Die Wolle der wallachischen Zackel wird als lang abgewachsene, grobe Mischwolle bezeichnet, die in Jahresschur ca. 26 cm Länge erreicht. Sie findet Verwendung zur Fabrikation von Teppichen, Pferddecken, Matratzenüberzügen und anderen groben Gespinsten.

Nach Baumann liefert das Zackelschaf nicht selten 5—6 Pfd. Wolle. Einer Antwort im Fragekasten der Wiener Landwirtschaftlichen Zeitung zufolge ergibt die Doppelschur beim ungarischen Zackel 2 kg Schmutzwolle.

Nach Schmidt beträgt das Schurgewicht 4—5 Pfd. und die Länge der Grannenhaare erreicht 26 cm. Nach v. Rodiczky beträgt beim ungarischen Zackel das Schurgewicht 1,6—7 kg bei Böcken und 1,5—3 kg bei Schafen, der Durchschnitt ist also 2,25 kg.

Die Horodenkaer Zackel scheren mehr Wolle: Böcke 5,6 und Muttern 3,2 kg. Ihre Wolle ist dagegen gröber. Die Wolle der ungehörnten Horodenka-Zackel ist länger als bei den gehörnten, im übrigen aber bezüglich Stärke und Charakter gleich. Das Schurgewicht beträgt 2,8—8,4 kg.

Die Mischwolle der reinblütigen Flachlandzackel ist nach v. Rodiczky arm an Flaumwolle, da auf hundert Gewichtsteile Grannenhaare zumeist nur 25—33% Flaumhaare kommen. Bei zweischürigen Zackelwollen erzielt die im Frühjahr geschorene Winterwolle deshalb einen höheren Preis, weil im Winter als Schutz gegen die Kälte reichlicher Flaum gebildet wird. Nach ihm ist zur Fabrikation der rotblau oder schwarz gefärbten siebenbürgischen Kotzen (Cserge) der Flaum besonders wichtig, ebenso für die Herstellung von groben Zeugen, wofür die Hochlands- und Gebirgszackel ein geeigneteres Material liefern. Wenn die Wolle zur Fabrikation der Guba (Mantel) benutzt wird, legt man besonderen Wert auf eine lange Wolle mit schönen gewellten Grannenhaaren. Neuerdings scheint sich verschiedentlich die Doppelschur im Jahr eingebürgert zu haben.

Nach Rohde ist die im Frühjahr geschorene Wolle auch deshalb wertvoller, weil sie von den Steppengräsern weniger verunreinigt ist als die Sommerwolle. Die sogenannten drahtigen, langen Zackelwollen sind ihrer Elastizität wegen als Füllmaterial für Modellpuppen in England und Nordamerika sehr gesucht und in Italien benutzt man die groben ungarischen und bosnischen Zackelwollen als Roßhaar-Surrogat zum Füllen von Matratzen und Polstern.

Bezüglich der Zusammensetzung der Mischwolle aus Grannenhaaren einerseits und Flaumhaaren andererseits bestehen nach v. Rodiczky sehr große Unterschiede: So gibt es Zackelwollen, die fast nur aus Grannenhaaren bestehen, die nach seiner Ansicht also nicht viel besser sind als das Material sogenannter Haarschafe. Man findet einerseits Zackelwollen mit ca. 9% Flaum, andererseits solche mit über 90%. Selbst bei ein und demselben Schlage finden sich, wie einer Angabe von Rodiczkys zu entnehmen ist, ganz bedeutende Unterschiede. So gibt er für die Donskoi-Zackel Südrußlands 59 und auch 80,4% Flaumwolle an.

Unter den primitiven Zackelschafen findet man solche, die für die Textil-Industrie wegen des Reichtums an Flaumwolle wichtig sind, z. B. das Zackel der Lika-Krbava, des im Karstgebiet gelegenen Komitats Kroatiens.

Auch bei den Grasacer Zackeln war das Verhältnis zwischen Flaum- und Grannenhaaren ein günstiges. Bei den Cupreßer Zackeln dagegen enthalten die Bockvließe nach Untersuchungen von Rodiczky 9,7 und 11,3% Flaum, die Schafvließe: 19,7 und 24,3% Flaum. Die Livnoer Vließe dagegen enthielten 25—42% Flaum, das Schurgewicht bei letzteren betrug 1,25—2 kg.

Die Zackelschafe der Vlašić-Planina im nordwestlichen Teile Bosniens ergeben ein Schurgewicht von 2—2,5 kg bei den Böcken und 1,25 kg bei den Müttern.

Parallel der oben geschilderten Formverschiedenheit weisen also die Zackelschafe bezüglich ihrer Wolleistung weitgehende Unterschiede auf. Diese äußern sich nicht nur bei den verschiedenen Schlägen, sondern auch bei ein und demselben Schlag. Dieses deutet wiederum auf eine große Unausgeglichenheit der Zackel. Diese Verschiedenartigkeit der Wolleistung kommt in dem Schurgewicht zum Ausdruck, welches in weiten Grenzen schwankt, andererseits auch in der Zusammensetzung der Wolle, nämlich ihrem Gehalt an feinen und groben Haaren.

Bezüglich der Wolle zeigen der primitive, ungarische Kreuzungszackel ebenso wie der türkische Kreuzungszackel keine wesentlichen Unterschiede gegenüber dem reinen Flachlandzackel. Bei der Kreuzung mit reinwolligen Schafen nähert sich die Wolle der Bastarde um so mehr der Wolle dieser selbst, je stärker die Einkreuzung fremden Blutes getrieben wurde.

Über die Wolle der aus der Kreuzung Shropshire  $\times$  Zackel hervorgegangenen Luskaer Elekti werden folgende Angaben gemacht. Die von Rodiczky untersuchte Wollprobe wies 22,5 cm lange, gegen die Spitze zu flach gewellte Haare auf. Der Glanz erinnerte schon etwas an den Seidenglanz. Die Grannenhaare wiesen gute Quarta-Qualität auf. Die Flaumhaare zeichneten sich durch besondere Feinheit aus. Das Verhältnis zwischen Grannen- und Flaumhaaren war viel günstiger als sonst bei Zackeln und zwar 57,2% Grannenhaare und 42,8% Flaumhaare, dem Gewicht nach. Auch die physikalischen Eigenschaften der Wolle sollen gut gewesen sein.

Das Schurgewicht der einjährigen Lämmer war aus einem Durchschnitt von 100 Stück pro Zackel 1,56 kg, pro Shropshire 1,89 kg. und pro Luska Elekti 1,98 kg.

Auf Grund praktischer Erfahrungen nimmt man allgemein an, daß zwischen Milchleistung und Wolleistung ein umgekehrtes Verhältnis bestünde, während Milchleistung und Wollfeinheit direkt proportional

wären. Bei den von Kowács untersuchten Zackelschafen waren 3 Tiere, welche starke Milchleistung mit starker Wolleistung kombinierten. Unter 29 Bastarden zwischen Zigaya und ostfriesischem Milchschaaf fand der gleiche Verfasser ebenfalls 3 unter den 5 besten Milchschaafen, bei welchen auch die stärkste Wolleistung festgestellt wurde. In einer 3. untersuchten Herde fand er dagegen keine Bestätigung. Ein feststehender Zusammenhang zwischen Milch- und Wolleistung kann also auch aus diesen wenigen untersuchten Fällen nicht ersehen werden.

Einer der Gründe für die weite Verbreitung der Zackelschafe in Südosteuropa ist die Nutzungsfähigkeit ihrer Milchproduktion. Hier zeichnen sich ganz besonders einige Schläge aus. So hatten, wie May angibt, die Zackel 1868 am Abhange der Karpathen in der Umgebung Westin Brumow Lipta, wallachisch Meseritz sogar sehr große Bedeutung als Milchschafe gewonnen. Auch heute noch finden sich in den gebirgigen Teilen der Sudeten, insbesondere in den Beskiden, wie auch in den Karpathen verschiedene Zackelformen, die zum guten Teile wegen der Milchgewinnung gehalten werden.

Von Rodiczky gibt an, daß man gemeinhin von einem Zackel bei dreimonatiger Melkung 33 Liter Milch erhält. Nur auf reichen Höhenweiden steigert sich das Ergebnis auf 50—60 Liter. Man rechnet von einem Schaf 7—8 kg Käse.

Der Milchertrag wird bei den bosnischen Zackeln und zwar beim Vlašićer mit 25—40 Liter und beim Privojer mit 20—25 Liter bei 100tägiger Melkzeit angegeben. Auch die Melkungsperiode der Cupreser Zackel beträgt 100 Tage und während dieser Zeit liefern die Tiere 20—30, selten 35 Liter Milch, die zu Käse verarbeitet wird. Nach Burr sollen die Zackelschafe bei 5monatiger Melkzeit 25—60 Liter Milch liefern.

Kowács hat bei eingehenden Untersuchungen an Zackelschafen während einer Laktationsperiode von 4 Monaten folgende Resultate in kg pro Schaf erzielt: Milch: 29,52—77,90; Fett: 1,85—5,19 und Casein: 6,66—20,60 bei der einen Herde und 31,70—94,16 Milch; 1,86—5,21 Fett; 6,23—16,24 Casein bei einer anderen Herde.

Die Schwankung in den Milcherträgen der einzelnen Herden war also ganz beträchtlich. Kowács schlägt zur Vervollkommnung Leistungsprüfungen vor, auf Grund deren die Zuchtwahl vorzunehmen ist.

Aus den Angaben ist ersichtlich, daß die Milchergiebigkeit der Zackelschafe sehr verschieden ist. Diese hängt ab von Abstammung

und Fütterung. Bei guter Weide und guter Pflege ist natürlich mit einem höheren Ergebnis zu rechnen, als wenn die Schafe auf dürftiger Weide kümmerlich ernährt werden. Auch die bei der Zucht getriebene Auslese ebenso wie die Kreuzung mit milchergiebigsten Rassen erweisen sich für zweckmäßig zur Hebung der Milchleistung.

Bei Kreuzung mit ostfriesischen Milchschaften z. B. wird der Milch-ertrag während einer Laktationsperiode erhöht. Während die Zackel 58 Liter Milch mit 7,89% Fett lieferten, gaben die Kreuzungen durchschnittlich 87 Liter pro Schaf mit allerdings nur 6,98% Fett. Pro Tag und Schaf kamen auf die Zackelrasse ca. 300 ccm, auf die Kreuzungstiere ca. 450 ccm. Bezüglich der Milchmenge ist also bei den Kreuzungen eine Steigerung zu beobachten, während die Fettmenge prozentual geringer geworden ist.

Die Milch und die daraus gewonnenen Produkte stellen besonders in den Gebirgsgegenden ein wichtiges Nahrungsmittel und Handelsprodukt dar. Am Abhang der Karpathen wird aus der Milch der Zackelschafe teils Schmalz für den Hausgebrauch der dortigen Bewohner, hauptsächlich aber der berühmte Brinsenkäse bereitet. Die Schafmilch wurde früher ferner in mehreren Kurorten als Heilmittel für Brustkranke verwendet, oder auch den Haustieren gegeben.

In vielen Komitaten Ungarns und den Gebirgsländern des Balkan ist die Käsebereitung der Hauptzweck der Schafzucht und war es vor allem in früheren Jahren.

Berühmt ist der Liptauer Käse geworden, der als Ausfuhrartikel eine wichtige Rolle im Handelsverkehr des Landes spielte. Dieser wird in von Jahr zu Jahr steigendem Umfange exportiert (1910 = 25618 dz).

Neben Wolle und Milch spielt auch die Fleischproduktion der Zackelschafe eine gewisse Rolle.

Das Fleisch des kretischen Zackels wird als grobfaserig, doch wohlschmeckend geschildert. Es fand großen Absatz in den Städten, wohin die Hirten ihre gemästeten Hammel auf den Markt brachten. Die Tiere sollen sich schon in kurzer Zeit und verhältnismäßig leicht mästen lassen.

Ähnliche Beschaffenheit und Geschmack soll das Fleisch der wallachischen Zackelschafe haben. Die verschnittenen Tiere sollen ziemlich fett sein und verhältnismäßig viel Fleisch ergeben. Gemästete Hammel erreichen ein Gewicht von 80—100 Pfd. Früher kamen zahlreiche Herden selbst aus dem Innern Ungarns nach Österreich und bis nach Wien auf den Markt, wo das Hammelfleisch der Zackelschafe

viele Jahre hindurch den größten Teil des Marktes ausmachte. Schon um 1860 ließ dieser Auftrieb nach, wohl infolge allmählicher Zurückdrängung der Zackelschafe durch Einführung neuer Fleischrassen.

Das Schlachtgewicht der Böcke der Vlašić-Planina-Zackelschafe beträgt 25—28 Kilo bei den Böcken und 23 Kilo bei den Muttern.

Bei dem türkischen Zackel stellt das Fleisch den Hauptertrag dar, weshalb man auch die Mehrzahl der Bockklämmer zu hämmeln und zu mästen pflegt.

### Konstitution und Haltung.

Neben der vielseitigen Nutzungsfähigkeit ist es vor allem die Anspruchslosigkeit, die das Zackelschaf noch in seinen jetzigen Verbreitungsgebieten erhalten hat.

In seiner ursprünglichen Form ist es sehr ausdauernd und hart, dementsprechend ist auch seine Haltung. Es ist gegen die Ungunst der Witterung abgehärtet, gegen Krankheiten widerstandsfähig und bezüglich Ernährung und Pflege anspruchslos. Von dem kretischen Zackelschaf wird berichtet, daß es fast während des ganzen Jahres bei Wind und Wetter im Freien gehalten wird, im Sommer auf den Gebirgen, im Winter in den Tälern; nur in der rauhesten Jahreszeit wird es in primitiven Ställen mit kärglichem Steppenheu gefüttert. Die gleiche Haltung finden wir fast bei allen primitiven Formen des Zackels. Nach Wagner werden sie 5, 6, ja 7 Monate im Freien gehalten. Janke und Körte bemerken dazu, daß es sich wohl hier um Tiere handelt, die durch Merinos weit veredelt sind oder gar um Merino selbst. Nach ihren Erfahrungen werden die Zackel nur in den Nächten der rauheren Jahreszeit in Ställe getrieben und selbst im Winter müssen sie sich ihre Nahrung im Freien suchen. Die gleichen Verfasser sahen bereits im Februar zahlreiche Zackelherden weiden. Selbst veredelte Herden bringen dort, vor allem als Hammel, den größten Teil des Winters in Strohumzäunungen im Freien zu. Auch auf feuchten Weiden soll das Zackelschaf besser gedeihen als die fein- und krauswolligen Schafrassen. Dieses hat noch besondere Bedeutung insofern, als das Zackelschaf nicht so empfänglich ist für den Leberegel. Die Zackelschafe ertragen die naßkalte Witterung viel leichter als andere Schafe. Auch die starken Temperatur-Differenzen, die in den Balkan-Gebirgen vielfach herrschen, werden von den Schafen infolge ihrer harten Konstitution gut ertragen.



Ihre gute Marschfähigkeit setzt die Zackelschafe in den Stand, die entlegensten Weiden aufzusuchen und, den Jahreszeiten entsprechend, zu wandern. Aus Altserbien und dem Sandschak ziehen die Schafe im Herbst nach den Gestaden des Ägäischen Meeres. Früher gingen sie auch nach Süd-Albanien (Epirus) und Dettweiler zufolge ist auch anzunehmen, daß ein Teil der Herden bis tief nach dem Süden Thessaliens zog. Das bedeutet Märsche hin und zurück von 1000 Km und mehr. Auf seinen Wanderungen muß das Schaf seinen Futterbedarf decken; einen Stall und Zufutter kennt man in Serbien nicht. Dabei sind die Tiere gesund und kräftig.

In den intensiv bewirtschafteten Gegenden der Donauländer ist das Zackelschaf stark verdrängt worden oder durch Einkreuzung fremden Blutes weitgehenden Veränderungen unterworfen. Mit der Einkreuzung fremden Blutes sind natürlich die Eigenschaften und Leistungen der Tiere andere geworden. Die Feinheit der Wolle und das Schurgewicht haben zugenommen, andererseits sind auch vor allem durch Einkreuzung englischer Fleischschafe die Körperformen besser und der Fleischertrag größer geworden, während durch Einkreuzung ostfriesischer Milchschafe der Milchertrag zu steigern versucht wurde. Mit Verbesserung gewisser Leistungen gehen jedoch andere wertvolle Eigenschaften verloren, die der primitive Zackel aufwies, so die Härte der Konstitution, Anspruchslosigkeit, Widerstandsfähigkeit gegen Krankheiten, hohe Milchergiebigkeit und schließlich auch Fruchtbarkeit. Über letztere sagt von Rodiczky, daß mit der größeren Einfuhr englischen Blutes die Fruchtbarkeit in geometrischer Progression abnimmt. Diese durch Kreuzung weitgehend veränderten Zackel machen ganz andere Ansprüche an Haltung und Fütterung als die ursprüngliche Rasse. Infolgedessen kommen sie für extensiv bewirtschaftete Betriebe und in Gegenden mit ungünstigen Ernährungs- und klimatischen Verhältnissen nicht in Betracht.

In rauen, unwirtlichen Berggegenden wird auch heute noch der nur wenig veränderte, primitive Zackel gehalten, der die Eigenschaften des primitiven Landschaftes noch erhalten hat. In diesen Gegenden spielt die Hauptrolle die Anspruchslosigkeit, Widerstandsfähigkeit und Härte der Konstitution der Tiere. Mit ihren kombinierten Leistungen von Wolle, Milch, Fleisch, Dung und Fell entsprechen sie den Bedürfnissen der dortigen Bevölkerung am vollkommensten. Zweifellos läßt sich selbst dort durch geeignete Zuchtwahl und Verbesserung der Lebensverhältnisse auch ohne Zufuhr fremden Blutes noch eine Steigerung

der Leistungen erzielen, ohne daß so wichtige Eigenschaften wie Anspruchslosigkeit, Härte und Widerstandsfähigkeit herabgemindert werden.

## **Die Zucht der Zackelschafe im Tierzucht-Institut.**

### **1. Bis 1898.**

Wir wenden uns nunmehr der Betrachtung der im hiesigen Haustiergarten gehaltenen Zackelschafe zu und müssen hier zwei Zuchten unterscheiden.

Schon zu Beginn der 60er Jahre hat Julius Kühn eine Reihe von Schafen gehalten, die als Zackelschafe bezeichnet wurden, und zwar unterschied er Höhen- und Niedrungszackel. Woher diese Tiere importiert sind, läßt sich nicht mehr ermitteln. Nur einmal findet sich in späteren Jahren die Bezeichnung „ungarisches Schaf“, so daß in Ungarn ihre Heimat zu vermuten ist.

Da genauere Aufzeichnungen erst seit Ende der 70er Jahre datieren, ist man auf gelegentliche Notizen sowie auf das in unserer Sammlung vorhandene Skelett- und Wollmaterial angewiesen. Soweit man ersehen kann, müssen Anfang der 60er Jahre 4 Höhenzackelmuttern und von Niedrungszackeln 7 Muttern und 2 Böcke vorhanden gewesen sein. Mit der Gründung des Haustiergartens 1865 wurden diese Tiere von demselben übernommen. Sie stellen die Grundlage der älteren Zackelzucht des Instituts in den 70er und 80er Jahren dar. 1865 wurde dann noch ein Niedrungszackelbock und ein Höhenzackelbock eingestellt.

Die Angaben über die Höhenzackel sind besonders spärlich: Die drei in der Sammlung vorhandenen Schädel von weiblichen Höhenzackeln sind hornlos. Die Schädel sind nur mäßig lang, die Nase etwas geramst. Der Gesichtsteil ist verhältnismäßig breit und läuft keilförmig zu. Die Fläche der Frontalia zwischen den Augenhöhlen ist mäßig gewölbt und in der Mitte nur wenig gesenkt. Der hintere Abschnitt der Frontalia geht noch auf der Höhe der Orbitae in einer schwachen Wölbung, nur mäßig gegen das Hinterhaupt abfallend, aus dem vorderen Abschnitt hervor. Der beim Flachlandzackel vorhandene Querwulst zwischen den Hornzapfen ist hier nicht ausgebildet.

Einen Schädel eines männlichen Tieres weist die Sammlung nicht auf, doch sollen diese gehörnt gewesen sein.

Als einzige Angabe über das Gewicht fanden wir 73—110 Pfd., im Jahresdurchschnitt 83 Pfd. bei einem ca. achtjährigen weiblichen Tier.

Die Färbung der Tiere war weiß, über Abzeichen am Kopf und an den Füßen wissen wir nichts. Die Wolle war lang abgewachsen, korkzieherartig gewunden. Ihre Länge im Jahreswuchs beträgt 27—30 cm, während die Unterwolle nur 10—12 cm lang ist.

Bei einer Mutter wird das Vließgewicht im Alter von 10 Jahren mit 1940 g und im Alter von 11 Jahren mit 1950 g angegeben.

Was das Alter der Tiere anbetrifft, so erreichten diese ein solches von 6—12 Jahren. Mit 1½ Jahren sind sie zugelassen worden.

Einer Bemerkung von Böhm zufolge, die sich auf die Tiere im Halleschen Haustiergarten bezieht, unterscheiden sich die erwähnten Höhenzackel nicht von den Niederungszackeln.

Über die Niederungszackel-Muttern 30, 31 sowie über die Böcke 32, 35, 46 finden sich kaum noch Angaben. Die erwähnten Muttern waren den in der Sammlung vorhandenen Schädeln zufolge hornlos und unterscheiden sich nicht von den geschilderten Schädeln der Höhenzackel-Muttern. Die Mutter 30 erreichte ein Alter von 8 Jahren.

Die Zackelmutter 36, die ein Alter von 11 Jahren erreichte, war hornlos. Der Schädel ist etwas ramsköpfiger und die Quereinsenkung zwischen den Augenwülsten etwas deutlicher als bei den übrigen, der vordere Teil der Frontalia ist jedoch etwas flacher als bei den bisher betrachteten Formen. 8 Jahre alt hatte das Tier ein Durchschnittsgewicht von 74 Pfd. und erzielte ein Schurgewicht von 2480 g.

Ein weiblicher Nachkomme von ihr hatte fünfjährig im Jahresdurchschnitt ein Gewicht von 71 Pfd. und schor im Alter von 8 Jahren 2990, neunjährig 2860 g Wolle. Das Tier wurde im Haustiergarten 11 Jahre alt.

Von dieser Schafmutter stammen zwei Böcke, die einjährig 52 Pfd. wogen und 2250 bzw. 2350 g Wolle lieferten. Zweijährig wogen sie 70 bzw. 69 Pfd. im Jahresdurchschnitt und schoren 2940 bzw. 2440 g Wolle.

Von der Familie 37 war die Mutter 37/66 vollkommen hornlos, der Schädel zeigte auch sonst keine Abweichungen.

Von ihr stammt der Bock 37/69 (Fig. 4 d). Seine Hörner sind nur mäßig entwickelt, schwach gelblich gefärbt, zunächst seitwärts und nur wenig nach hinten und unten gerichtet. Nach hinten reichen sie

bis auf ca. 2 cm an die über die Condyli occipitales gelegte Fläche heran, während sie nach unten bis etwa zur Ebene der Oberkieferbackenzähne reichen. Dann biegt das Horn mit seiner Spitze nach aufwärts und ein wenig nach auswärts. Seine Spitze reicht etwa bis zur Ebene, die über den vorderen Teil der Stirnbeine gelegt wird. Die kaum um sich selbst gedrehten Hörner beschreiben eine offene, nach außen gerichtete Spirale, welche ungefähr eine volle Kreistour aufweist.

Der Abstand der Hörner an der Basis beträgt 3 cm. Sie divergieren etwa im Winkel von  $97^{\circ}$ . Die Entfernung von der Basis der hinteren Stirnflächenkante bis zur Spitze des Hornes beträgt 12,7 cm im direkten Abstand und die Länge des gebogenen Hinterrandes 33,5 cm. Das Horn ist undeutlich dreikantig mit stark abgeflachter vorderer Stirnflächenkante.

Die im Abstand bis zu 0,7 cm aufeinanderfolgenden Runzeln sind auf der Vorderfläche nur schwach angedeutet und auch auf der Stirn- und hinteren Fläche nur mäßig deutlich. Gegen die Spitze zu werden die Runzeln undeutlicher und verschwinden schließlich. Der untere Rand des Hornes ist sehr scharf und etwas leistenförmig auf der hinteren Fläche des Hornes abgesetzt. Oberhalb der Leiste verläuft ein Längswulst, der bis zur Spitze des Hornes reicht und sich der Kante immer mehr nähert; im übrigen ist die hintere Fläche schwach ausgehöhlt. Diese Ausbuchtung ist bis zur Spitze des Hornes zu verfolgen, in welcher Richtung sich dieses immer mehr abflacht.

Gegenüber den oben geschilderten hornlosen Schädeln der Muttern zeigt der Schädel eine etwas größere Einschnürung in der Gegend der Tränenbeine, die dem Schädel ein etwas spitzeres Aussehen gibt. Die Stirnbeine sind abgeflacht und es tritt zwischen den Hornbasen ein querer schwacher Wulst hervor, hinter dem der hintere Teil der Frontalia stark abfällt. Wie schon erwähnt, beginnt bei den weiblichen Tieren die Wölbung der Stirnbeine bereits in der Höhe des hinteren Orbita-Randes, hier dagegen fällt der Rand erst ein Stück hinter demselben ab. Der hinter den Hörnern gelegene Teil des Schädels ist bei den gehörnten Böcken wesentlich stärker gegen die vordere Stirnflächenfläche abgeknickt als bei den hornlosen Tieren.

Von der vermutlichen Schwester des Bocks 37/69 finden wir einige Angaben über Lebend- und Schurgewicht. Im Jahresdurchschnitt betrug das Lebendgewicht des Schafes vierjährig 82 Pfd., fünfjährig 80 Pfd., sechsjährig 76 Pfd., siebenjährig 77 Pfd., achtjährig 73 Pfd. und zehnjährig 65 Pfd. Das Maximalgewicht erreichte das Tier vierjährig

mit 105 Pfd. An Wollertrag lieferte es fünfjährig 2580 g, sechsjährig 3300 und siebenjährig 3610 g.

Von der zuletzt genannten Mutter stammt vielleicht der Bock 37/77, der 1878 89 Pfund schwer wurde und an Schweißwolle 3930 g lieferte.

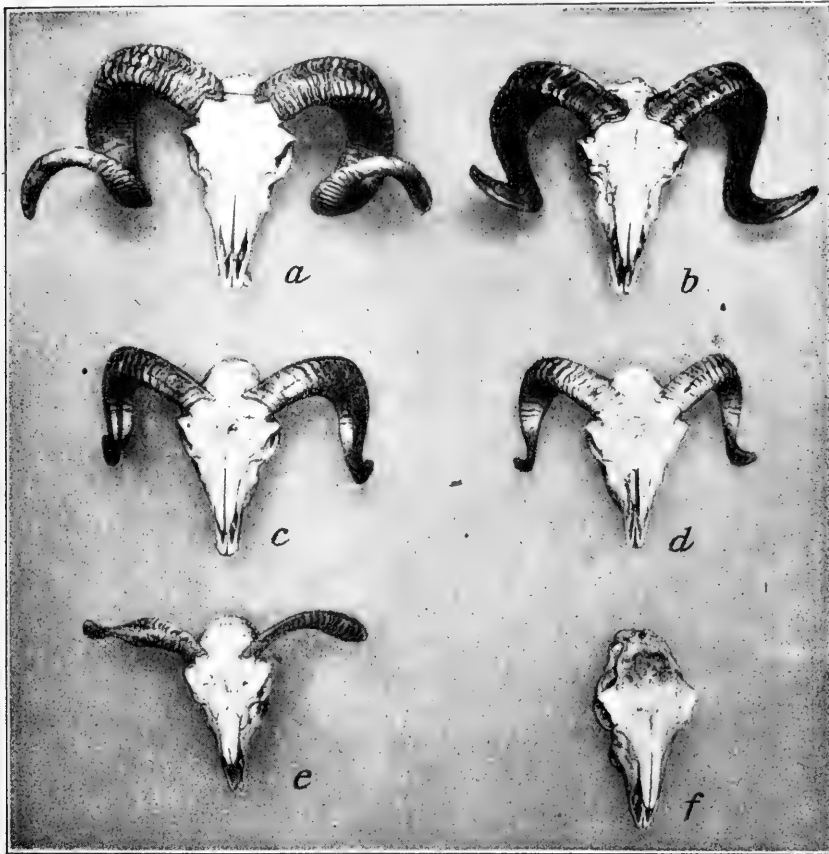


Fig. 4.

Der Bock 37/78 stammt von der gleichen Mutter wie vermutlich 37/77, und sein Vater ist 40/75, der später noch erwähnt wird. Siebenjährig wog er 96 Pfd. und lieferte an Wolle in dem gleichen Jahre in Doppelschur  $1540 + 840$  g und im Jahre vorher 2010 g.

Aus der Familie 38 ist nur der Schädel des Bockes 38/69 (Fig. 4c) erhalten, während sonstige Angaben fehlen. Dieser zeigt große Ähn-

lichkeit mit 37/69. Die Hörner, die an der Basis 2,7 cm entfernt sind, divergieren im Winkel von  $108^{\circ}$ . Die Entfernung von der Basis der hinteren Kante bis zur Spitze des Hornes beträgt 12 cm, während der gebogene Hinterrand 39 cm mißt. Die Krümmung und der Querschnitt sind im wesentlichen wie bei dem Bock 37/69, nur ist die Spirale etwas größer. Die Farbe des Hornes ist gelblich mit schwärzlichen Längsstreifen vor allem gegen die Spitze (vergl. Fig. 4 c).

Die Stammutter der Familie 39 wurde 10 Jahre alt. Von ihr stammt der Bock 39/67, der vierjährig 105 Pfd. im Durchschnitt wog.

Sein Schädel (Fig. 4 a) und vor allem das gelbliche Gehörn ist bedeutend größer als bei den vorher besprochenen Niederungszackelböcken. Die an der Basis 3 cm weit entfernten Hörner divergieren im Winkel von  $114^{\circ}$ . Das Horn ist zunächst seitlich und verhältnismäßig wenig nach unten gerichtet. Es reicht noch etwas unter die Backzahnreihe des Oberkiefers, während die Wölbung nach hinten nicht die an die Condyli occipitales gelegte Fläche erreicht. Die Windung des Hornes biegt dann nach vorn und etwas einwärts, schließlich wölbt sich die Spirale nach aufwärts und erhebt sich noch bedeutend über die Stirnfläche des Tieres. Die letzte halbe Windung des Hornes verläuft ziemlich zu dieser parallel und die Spitze des Hornes ist nach vorn und nur wenig nach auswärts gerichtet.

Die Entfernung der Spitzen der Hörner beträgt 40 cm und der Abstand der Spitze des Hornes von der Basis der hinteren Kante 23,5 cm, während die Länge in der hinteren Kantenkurvatur 63,5 cm mißt. Der Umfang des Hornes an der Basis beträgt 18,1 cm.

Das Horn ist ziemlich stark dreikantig; die vordere Kante ist an der Basis gut ausgeprägt, gegen die Spitze zu flacht sie sich immer mehr ab, wie auch der Querschnitt des Hornes in dieser Richtung sich abflacht.

Die untere Kante ist ziemlich scharf und etwas leistenförmig abgesetzt. Diese läuft jedoch schon in halber Länge des Hornes aus. An der hinteren Fläche findet sich oberhalb der Leiste eine wulstförmige Verdickung. Im übrigen ist sie etwas ausgehöhlt und in der Mitte derselben verläuft eine Längsrippe, die jedoch nach der Mitte zu allmählich verschwindet.

Die Querrunzeln sind auf der Stirn- und hinteren Fläche deutlich ausgeprägt und folgen an der Basis dichter aufeinander, als nach der Mitte zu. Hier beträgt ihr Abstand ca. 1,2 cm. Die Spitze des Hornes ist fast glatt. Auf der Stirnfläche verläuft unweit des Hinterrandes

noch eine schwach ausgeprägte Längsfurche, die in der Mitte des Hornes ausläuft. Durch diese Längsfurche tritt der Hinterrand stärker hervor.

Der Schädel nähert sich der Form der oben beschriebenen Niederungszackelböcke, nur ist der zwischen den Hornbasen vorhandene Querwulst nicht so stark ausgeprägt.

Der von derselben Mutter wie 39/67 stammende Bock 39/69 war sechsjährig im Jahresdurchschnitt 102 Pfd., sieben- und achtfährig 109 Pfd. schwer. Über die Wollerträge finden wir folgende Angaben: siebenjährig 3130 g, achtfährig 2200 g.

Genauere Angaben finden wir bezüglich der Familie 40. Die Stammutter und eine aus ihr hervorgegangene Mutter 40/64 wurden sieben Jahre alt. Beide waren hornlos, unterschieden sich jedoch in der Größe. Die Stammutter war kleiner als ihre Tochter. Bei beiden und zwar noch deutlicher bei 40 treten gewisse Vorwölbungen der Stirnbeine, also schwache Andeutung von Hornzapfen hervor. Besonders bei 40/64 senken sich hinter diesen Zapfenandeutungen die Frontalia schräg seitlich grubenförmig ein. Im übrigen weisen die schwach geramsten Schädel keine Besonderheiten auf.

Die beiden Böcke 40/65 und 40/67, die von der Stammutter 40 oder deren Tochter 40/64 stammen, wogen zweijährig 100 Pfd., beziehungsweise letzterer dreijährig 108 Pfd. Die Mutter 40/68 wog siebenjährig im Durchschnitt 73 Pfd. und im Maximum 92 und achtfährig 69 Pfd. Ihr Schurgewicht betrug achtfährig 2150 und neunjährig 3250 g. Vermutlich wurde das Tier 10 Jahre alt.

Von ihr stammt 40/70 ♀, welche dreijährig 80 Pfd., fünfjährig 75 und elfjährig 66 Pfd. wog. Ein Nachkomme von ihr ist die Mutter 40/75, diese wog dreijährig 82, fünfjährig 79, sechsjährig 75, neunjährig 70, zehnjährig 66 und elfjährig im Durchschnitt 59 Pfd. Vierjährig ergab sie 2380, fünfjährig 2390 und sechsjährig 1950 g Schmutzwolle.

Ein von ihr abstammendes Zibbenlamm wurde nach 150tägiger Tragezeit geboren und wog 8 Pfd.

Einer vorhandenen Photographie zufolge ist der Bock 40/75 hochgestellt, mäßig lang, mit gedrungenem Hals und einem bis unter das Sprunggelenk herabreichenden, lang behaarten Schwanz. Der Widerrist hebt sich etwas heraus und die Kruppe ist abgeschlagen. Der wenig geramste Kopf ist frei bis hinter die Ohren und mit glatten Stichelhaaren bedeckt. Auch die Beine sind stichelhaarig, der Hinterfuß ist außerdem noch etwas mit Wolle besetzt. Der Rumpf ist mit einer

zottig abgewachsenen Wolle bedeckt, die z. T. korkzieherartig gewunden ist. Die Färbung des Tieres ist weiß.

Der Bock trägt ein mit nur wenig Querrunzeln versehenes Gehörn. Das Horn beschreibt eine offene Spirale, die bei ihrem Ursprung schräg nach außen, hinten und unten gerichtet ist. Sie geht dann im Bogen nach vorn ungefähr parallel zur Schädelachse, während das Spitzenstück wieder nach oben und die Spitze nach außen gerichtet ist. Die Hornform hat anscheinend große Ähnlichkeit mit der später zu beschreibenden von 40/85.

Der Bock 40/75 (Fig. 5) erreicht einjährig ein Gewicht von 52 Pfd., zweijährig 93, vierjährig 89 und fünfjährig 99 Pfd. Sein Vließgewicht betrug einjährig 2020, zweijährig 2200, dreijährig 2840 g. Er erreichte nur ein Alter von sechs Jahren.

Die Zackelmutter 40/77 stammt von 39/69 aus 40/72. Über das Tier finden wir folgende Angaben: die Nase ist fleischfarbig, Stirn, Backen und Füße sind mit kurzen, weißen Stichelhaaren besetzt. Der Körper wird von einer langen, grauen, verhältnismäßig weichen Wolle bedeckt. Der mäßig lange Schwanz ist grau behaart.

Der Schädel (Fig. 4f) ist hornlos, trägt aber schwache Hornansätze. Die flachen Frontalia zeigen in der Mitte des vorderen Abschnittes eine leichte Eindellung, im übrigen weist der Schädel keine Besonderheiten auf.

Das Körpergewicht betrug einjährig 72, fünfjährig 74, sechs- bis achtjährig 75 und neunjährig 67 Pfd. An Schmutzwolle lieferte die Zackelmutter einjährig 3090 g und achtjährig in Doppelschur 1090 + 650 g.

Nach 147tägiger Tragzeit brachte das Tier ein Bocklamm von 6 Pfd. 200 g zur Welt (40/85). Nach 9 Jahren starb 40/77.

Die Mutter 40/80 stammt von 37/77 aus 40/77. Das Tier ist hornlos, zeigt aber ganz schwach angedeutete Hornansätze. In der vorderen Frontalia-Gegend findet sich eine schwache Einsenkung, im übrigen zeigt der Schädel keine Abweichungen.

Das Körpergewicht betrug fünfjährig 69, sechsjährig 61, siebenjährig 50 und achtjährig 53 Pfd. An Schmutzwolle ergab das Tier im Alter von 5 Jahren 1620 + 1320 g und achtjährig 1600 g.

Das Tier brachte nach einer Tragzeit von 147 Tagen ein 5 Pfd. schweres Lamm und hat im Haustiergarten ein Alter von neun Jahren erreicht.

Die Mutter 40/82 stammt vermutlich von 37/78 aus 40/72. Über ihr Lebendgewicht finden sich folgende Angaben: dreijährig 70 Pfd.,



sechsjährig 73 Pfd., siebenjährig 57 Pfd., achtmjährig 56 Pfd. und neunjährig 56 Pfd. Das Höchstgewicht von 97 Pfd. erreichte das Tier im Alter von 6 Jahren. An Schmutzwolle lieferte die Mutter: dreijährig 1540 + 1290 g, sechsjährig 1980, siebenjährig 1140 + 680, achtmjährig 1680 und neunjährig 1690 g.

Ihre Tragzeit für ein 5 Pfd. 50 g schweres Zibbenlamm betrug 149 Tage.

Der Bock 40/85 entstammt, wie schon oben angedeutet, der Paarung 37/78 mit 40/77. Über die Färbung und Bewollung sind



Fig. 5. Niedrungszackel ♂ 40/75. (Phot. 1882.)

folgende Angaben zu machen. Der Kopf bis zu den Ohren und Augen, ebenso die Beine bis unter das Fersengelenk, hier jedoch noch etwas mit Wolle untermischt, sind mit glattanliegenden, weißen Stichelhaaren besetzt. An der Nasenspitze, um die Augen herum sowie am Unterfuß finden sich schokoladenbraune Flecke. Hinterbacken und teilweise noch die Vorderbacken sowie die Kehle sind bewollt. Die Stirn trägt einen deutlichen Stirnschopf. Der Körper ist mit langer, weißer und zum Teil korkzieherartig gewundener Wolle bedeckt, der Bauch ist nur mäßig bewollt. Der Schwanz hängt lang herab und reicht bis zum Sprunggelenk.

Der etwas geramste Schädel (Fig. 4b) ist in der Gegend der Tränenbeine fast gar nicht eingeschnürt, die Stirnbeine sind in ihrem vorderen Abschnitt eben und zwischen den Orbitae nicht eingesenkt. Zwischen den Basen der Hornzapfen ist eine wulstförmige Verdickung ausgebildet. Im übrigen unterscheidet sich der Schädel kaum von den Schädeln der bis jetzt erwähnten Böcke.

Die kräftig entwickelten Hörner divergieren unter einem Winkel von  $115^{\circ}$ . Sie sind an der Basis deutlich dreikantig; nach der Spitze rundet sich die vordere Stirnkante immer mehr ab und die Hörner werden flach. Sie beschreiben eine offene Spirale, die bei ihrem Ursprung nach außen, schräg nach unten und hinten gerichtet ist. Die Spirale verläuft dann im Bogen nach vorn, ungefähr parallel zur Schädelachse. Das letzte Ende des etwas über eine Umdrehung beschreibenden Hornes ist nach oben und die Spitze wieder nach unten und außen gerichtet. Es weist nur eine Kreisumdrehung um die eigene Achse auf. Nach unten zu erreichen die Hörner fast die Ebene des Unterrandes des Unterkiefers.

Der Hornansatz wie auch ihre Spitzen gehen nur wenig über die Stirnbeinebene hinaus. Die Entfernung der Hörner an der Basis beträgt 1,8 cm und der direkte Abstand der Hornspitzen von der Basis der hinteren Kante mißt 21 cm, während die Länge des gebogenen Hinterrandes 50,5 und der Umfang an der Basis 18,5 cm beträgt.

Die Querrippen, die einen Abstand von 1—1,5 cm aufweisen, sind nur auf der Stirn- und der hinteren Fläche deutlich. Auf der Vorderfläche sind sie nur an der Basis vorhanden; die Spitze des Hornes ist vollkommen glatt. Unweit des Hinterrandes zeigt die Stirnfläche eine flache Längsfurche, die jedoch nur bis zur halben Länge des Hornes reicht. Auf der Unterseite ist der Unterrand leistenartig abgesetzt und läuft ungefähr in  $\frac{2}{3}$  Länge des Hornes aus. Nach der Mitte der Fläche zu tritt eine starke wulstförmige Verdickung hervor, oberhalb deren die Fläche leicht ausgehöhlt ist. In der Mitte der Einsenkung tritt an der Basis des Hornes eine Rippe hervor. Die Färbung der Hörner ist gelblich mit einer dunklen Längsbänderung. Der Knochenzapfen reicht etwas über die Hälfte des Hornes hinaus.

Über das Gewicht des Bockes findet sich nur die Angabe, daß er  $\frac{1}{2}$ jährig 55 Pfd. wog, zweijährig starb das Tier.

40/87 ♀ stammt von 40/85 aus 40/80. Die Färbung des Tieres war weiß; Stirn, Ohren und Backen sind mit kurzen Stichelhaaren

besetzt, während der Körper wie auch der Schwanz eine grobe, lange Mischwolle tragen.

Das Tier war hornlos bis auf schwache Vorsprünge der Frontalia. Hinter diesen Vorsprüngen sind die Stirnbeine nach den Seiten wie auch nach der Mitte zu etwas eingebuchtet. Die vordere Fläche der Stirnbeine ist in der Mitte kaum eingesenkt, im übrigen zeigt der Schädel keine Besonderheiten.

Über das Körper- und Schurgewicht finden wir folgende Angaben:

Alter	Körpergewicht	Schurgewicht
1jährig	55	2450
2 "	49	2060
3 "	53	2060
4 "	63	2300
5 "	68	2300
6 "	60	2100
7 "	67	2150
8 "	67	1890
9 "	54	1250
10 "	56	1320
11 "	50	

Einjährig wog 40/87 55 Pfd., das Durchschnittsgewicht steigt nach 5 Jahren auf 68 Pfd., fällt dann, anscheinend durch besondere Verhältnisse bedingt, 1893 auf 60 Pfd., hält sich in den nächsten zwei Jahren auf 67; um schließlich ziemlich schnell auf 50 Pfd. zu fallen. Im Alter von 11 Jahren hat das Tier dasselbe Gewicht wie als Jährling. Das Maximalgewicht wurde im März 1894 mit 80 Pfd. erreicht. Parallel mit der Abnahme des Lebendgewichtes im Alter geht auch eine Abnahme des Schurgewichtes. Mit  $1\frac{1}{4}$  Jahren ergab das Tier 2450 g<sup>1)</sup>. In einjähriger Schur wird 1891 und 1892 mit 2300 das Maximum erreicht; in den folgenden Jahren ist ein allmähliches Fallen der Wollerträge zu beobachten, so daß schließlich das zehnjährige Tier nur noch 1320 g Wolle lieferte.

Wesentliche Unterschiede von den bisher geschilderten Zackelformen weist die 1893 ca. zweijährig angekaufte Zackelmutter 460 auf. Über ihre Herkunft ließ sich nichts ermitteln. Während die Schafe der oben angeführten Höhen- und Niederungszackel ungehörnt waren,

<sup>1)</sup> Das höhere Schurgewicht ist durch das längere Wachstum ( $1\frac{1}{4}$  Jahre) zu erklären.

ist 460 (Fig. 4e) gehörnt. Die Hörner sind seitwärts gerichtet, ihre Divergenz beträgt  $88^\circ$ . Während das rechte, fast gerade Horn wenig schräg nach aufwärts gerichtet und derartig torquiert ist, daß es fast um  $270^\circ$  gedreht ist, geht das linke nur wenig schräg aufwärts und dann bogenförmig nach vorn, während zugleich der untere Rand schwach nach aufwärts biegt. Die Hörner sind an der Basis 3,2 cm, die Spitzen derselben 30 cm entfernt. Die hintere Stirnkante mißt in der Biegung links 17,7, rechts 16,7 cm. Der Umfang der Hörner an der Basis beträgt 9,5 cm. Diese sind fast zweikantig, denn die vordere Stirnkante wird nur durch die konvexe Vorwölbung der Vorderfläche angedeutet. Unweit der hinteren Stirnkante verläuft eine Längsfurche, die allmählich flacher wird und ausläuft. Der Unterrand springt auf der hinteren Fläche wenig leistenförmig vor, oberhalb dieser Leiste verläuft ein Längswulst und im übrigen ist diese Fläche des Hornes etwas ausgehöhlt. Die Aushöhlung erstreckt sich bis zur Spitze des Hornes.

Die Querrippen folgen an der Hornbasis ziemlich dicht aufeinander, allmählich vergrößert sich ihr Abstand bis auf 0,8 cm. Sie lassen sich bis zu der abgerundeten Spitze des Hornes verfolgen.

Der Schädel ist etwas geramst und in der Gegend der Tränenbeine nur wenig eingengt. Die vordere Stirnbeinebene ist schwach gewölbt und zeigt zwischen den Augenhöhlen eine leichte Einsenkung. In geringer Wölbung geht die vordere Stirnbeinebene, nur allmählich abfallend, in den hinteren Teil derselben über.

Über das Lebend- und Vließgewicht finden sich folgende Angaben:

Alter	Körpergewicht	Vließgewicht
2jährig	33	—
3 "	34	1750
4 "	39	1640
5 "	36	1610

Gegenüber den Niederungs- und Höhenzackeln ist das Körper- und Vließgewicht dieses Tieres außerordentlich gering.

Mit dem Jahre 1898 ist die ältere Zackelzucht in reinem Stamme ausgestorben und es blieben nur noch vielblütige Zackelkreuzungen zurück, die später noch erwähnt werden sollen.

## 2. Die neue Zackelzucht nach 1903.

1903 wurde im Haustiergarten des Tierzucht-Institutes die Zucht der Zackelschafe durch einen neuen größeren Import wieder aufgenommen. Dieser stammte aus Debreczin in Ungarn und war ein Geschenk des Grafen Dezasse. Die Herde, aus welcher diese Tiere stammen, soll bezüglich ihrer Gestalt und Hornausbildung einheitlich gewesen sein. Bei dem Import handelt es sich um einen Bock und sechs Muttern, über deren Alter jedoch Angaben fehlen bis auf die Muttern 190 und 192, die 1903 als zweijährig bezeichnet werden.

Man kann bei sämtlichen Tieren übereinstimmend folgenden Typ feststellen. Sie haben ausgesprochenen Landschaftscharakter, sind hoch-



Fig. 6. Zackel ♀ 195 und Somali × Zackellamm 195/11 ♂.

gestellt auf ziemlich schwächtigen Beinen. Der Hals ist mäßig lang, der Widerrist kaum erhöht, der Rücken gerade, das Kreuz abgeschlagen, die Brust verhältnismäßig schmal und die Schulter ein wenig geschnürt. Der lange, dünne, runde Schwanz reicht bis unter das Sprunggelenk. Der Kopf ist schwach geramst, verhältnismäßig lang und schmal, die ziemlich kurzen Ohren stehen seitlich ab. Der Kopf ist frei bis auf Hinterbacken und Stirnschopf und wird wie die Beine von kurzen, straffen Stichelhaaren bedeckt. Im übrigen trägt der Körper ebenso wie auch der Schwanz eine lang abgewachsene, zum Teil korkzieherartig gewundene Mischwolle.

Der Originalbock war weiß mit fleischfarbener Nase und rotbraunen Beinen. Er lebte bis Anfang 1909.

Bei den Müttern 194 und 195 waren (Fig. 6) Nase, Kopf, Ohren, Brust, Bauch und Füße schwarz. Der Körper trug eine zottige, schwarzgraue, grobe Wolle.

Die übrigen Mütter sollen weiß gewesen sein mit rotbraunem Kopf und Beinen. Die vier Mütter 190—193 kamen 1910 nach dem Zoo, wo 193 1911 einging. Über den Verbleib der übrigen ließ sich nichts ermitteln. 194 starb im Jahre 1909, während das letzte Originaltier 195 1914 geschlachtet wurde; es hat also bei uns 11 Jahre gelebt.

Die Schädel der beiden in unserer Sammlung befindlichen Originaltiere 189 ♂ und 195 ♀ (Fig. 7a und b) sind verhältnismäßig lang und etwas geramst, besonders der des Originalbockes. In der Gegend der Tränenbeine ist der Schädel etwas eingeschnürt und der vordere Teil der Frontalia ist ziemlich eben und zwischen den Augenhöhlen kaum eingesenkt. Gegen den hinteren Teil, von dem er durch einen die Hornansätze verbindenden Querwulst getrennt wird, ist er ziemlich steil abgeknickt.

Der Schädel des Bockes (Fig. 7a) ist bedeutend größer und kräftiger entwickelt als der der Mutter. Das gleiche gilt auch für das Gehörn. Das Horn des Bockes ist linksseitig, vermutlich durch Verletzung verkürzt und auch rechts etwas abgestoßen. Die Hörner, die im Winkel von  $127^{\circ}$  gegeneinander divergieren, sind nach außen und nur wenig nach hinten und oben gerichtet. Das rechte Horn ist 40 cm, das linke 25 cm lang. Während die Basen der Hörner 3,2 cm entfernt sind, würde die Entfernung der Spitzen bei normaler Ausbildung des linken Hornes ca. 71 cm betragen. Die Hörner sind gerade und das rechte fast intakte Horn ist spiralig in einer vollen Kreistour um die eigene Achse gedreht. Infolge der Flexur ist die hintere Stirnkante 45 cm lang. Die sonst das Schafhorn kennzeichnende Dreikantigkeit ist wenig ausgeprägt, da die Stirnfläche allmählich in die vordere Fläche übergeht. Nur die hintere und untere Kante treten stärker hervor. Auf den drei Flächen des Hornes verläuft in der Mitte je eine Längsfurche. Die untere Kante ist etwas leistenartig abgesetzt, und der sich daran anschließende Wulst auf der Hinterfläche ist kaum angedeutet. Im übrigen ist letztere etwas ausgehöhlt. Die Querrippen folgen sich im Abstand von 1 cm, an der Basis etwas enger; gegen die Spitze werden sie undeutlicher. Der Umfang an der Basis beträgt 20,5 cm. Die Hörner sind gelblich gefärbt.

Die Mutter 195 (Fig. 7b) zeigt ein bedeutend schwächer ausgebildetes Gehörn. An der Basis sind die Hörner 2,6 cm voneinander entfernt,

mit ihren Spitzen dagegen 43 cm. Sie sind 29,5 cm lang, gerade und in  $1\frac{1}{4}$  Kreistour um die eigene Achse gedreht. In der Flexur mißt der Hinterrand 33,5 cm. Wie beim Bock, ist auch die Dreikantigkeit



Fig. 7. Schädel von Zackeln der neueren Zucht.

a 189 ♂; b 195 ♀; c 195/06 ♂; d 192/13 ♂.

des Hornes nicht scharf ausgeprägt. Der Umfang an der Basis beträgt 11,5 cm, ist also fast halb so stark wie beim Bock, während die Länge etwa nur  $\frac{3}{4}$  der Länge des Bockhornes beträgt. Der Neigungswinkel, welcher durch die über die Hörner gelegte Ebene mit der Ebene der

vorderen Stirnbeine gebildet wird, ist beim männlichen wie beim weiblichen Schädel der gleiche ( $140^\circ$ ), nur divergieren die beiden Hörner stärker beim Bock, während sie bei der Mutter eine steilere Stellung haben ( $98^\circ$ ).

Bezüglich der Ausbildung der Struktur der Hörner ist bei der Mutter kein Unterschied gegenüber dem Bock. Die Farbe des Gehörns ist schwarz, entspricht also wie beim Bock der Körperfarbe.

Im folgenden sei eine Zusammenstellung der Lebendgewichte von den verschiedenen Original-Zackeln aus den einzelnen Jahren gegeben.

	Lebendgewicht im Jahresdurchschnitt in Pfund									
	1904	1905	1906	1907	1908	1909	1910	1911	1912	1913
189 männl.	121	121	120	126	113	89	—	—	—	—
190 weibl.	66	67	77	77	78	86	79	nach dem Zoo		
191 „	77	80	84	81	93	89	80			
192 „	72	73	83	81	90	94	80			
193 „	83	94	93	99	105	96	90			
194 „	70	79	76	87	96	126	—	—	—	—
195 „	58	67	71	70	79	84	72	78	70	62

Der Bock übertraf im Lebendgewicht zunächst um mindestens 40 Pfd. die weiblichen Tiere. Das höchste von ihm erreichte Gewicht betrug 1907: 129 Pfd., 1909 magerte er beträchtlich ab, wohl infolge Alters. Bei den Müttern stieg das Lebendgewicht von 58—83 Pfd. im Jahre 1904 auf ca. 100 Pfd. in den Jahren 1908 und 1909, erreichte also 1 bzw. 2 Jahre später das Höchstgewicht, das noch um ca. 20 Pfd. hinter dem des Bockes zurückbleibt. Das von 194 für 1909 angegebene Körpergewicht von 126 Pfd. bezieht sich nicht auf einen Jahresdurchschnitt, sondern auf die einzige Messung des Tieres in diesem Jahre, worauf das Tier dann starb. Worauf diese hohe Zahl zurückzuführen ist, ist nicht ersichtlich, stellt sie doch einen Ausnahmefall dar. Wie dem oben Angeführten zu entnehmen ist, ist der Unterschied der beiden Geschlechter mit dem Alter verschieden und demgemäß ist auch bei Beurteilung derselben und ihrer Leistungen das Alter zu berücksichtigen. Natürlich können auch derartige Unterschiede der Geschlechter im Gewicht durch verschieden intensive Ernährung bedingt werden. In unserem Falle bestanden jedoch keinerlei Unterschiede in der Ernährung der Geschlechter.



Die folgende Tabelle gibt eine Übersicht der von den Originalzackeln erzielten Schurerträge.

	Vließgewicht in Gramm									
	1904	1905	1906	1907	1908	1909	1910	1911	1912	
189 ♂	3380 + 1440	1320	2220	2400	1350 <sup>2)</sup>	2550	—	—	—	
190 ♀	2810 + 640	960	1990	1850	2300	1350 + 1550	1350	—	—	
191 ♀	2560 + 870	680	2000	1650	1950	1300 + 1400	1300	—	—	
192 ♀	<b>3060</b> + 850	1010	<b>2300</b>	<b>2100</b>	<b>2550</b>	1500 + <b>2600</b>	<b>1500</b> <sup>1)</sup>	—	—	
193 ♀	2710 + 900	900	1850	1750	1900	1600 + 2000	1600	—	—	
194 ♀	2840 + <b>1120</b>	<b>1140</b>	2140	2050	2450	<b>1700</b>	—	—	—	
195 ♀	2960 + 950	1010	2000	1750	1900	1300 + 1750	1300 + 800	1200	1600	

Aus der Zusammenstellung ist ersichtlich, daß bis auf die Jahre 1906 und 1908 in den einzelnen Schüren der Bock ein höheres Schurgewicht erzielte als die Muttern. Sein niedrigstes Schurgewicht (1908) ist möglicherweise als Versehen zu erklären. Das anfangs sehr hohe Schurgewicht der importierten Tiere erklärt sich vielleicht daraus, daß die Wolle länger als ein Jahr auf den Tieren gewachsen ist und der starke Abfall im Wollertrage während des Jahres 1905 findet wohl seine Erklärung darin, daß die zweite Jahresschur 1904 und die Schur 1905 sehr dicht aufeinander gefolgt sind. Wenn wir von diesen Schurergebnissen aus obigen Gründen absehen, betrug das Schurgewicht des Bockes bis etwa 5 Pfd. und das der Muttern 4—5 Pfd. Schmutzwolle. Die Doppelschur 1909 erzielte Wollerträge bis zu 8 Pfd. Die Doppelschuren ergaben also in ihrer Gesamtheit höhere Erträge als die einfachen Jahresschuren. Von den Muttern erzielte 192 bis auf die Schur 1905 das jeweilig höchste Ergebnis und 1904 blieb es im Gesamtertrag mit nur 50 g hinter dem Maximum zurück. 191 dagegen hatte bis auf 1906 und 1908 die geringste Wollmenge aufzuweisen und 1908 blieb sie mit 1950 g auch nicht wesentlich hinter dem Minimum (1900 g) zurück.

Eine Beziehung zwischen Körpergewicht und Vließgewicht ist nicht klar ersichtlich. Sie scheint nur insofern zu bestehen, als das höchste Vließgewicht bei dem Bock als dem schwersten Tier erzielt wird. Bei den Muttern kann eine derartige Beziehung nicht festgestellt werden und es ist zu vermuten, daß die Unterschiede im Vließgewicht auf dem

<sup>1)</sup> Die fettgedruckten Zahlen geben die jeweilig höchsten Erträge der betreffenden Schur bei den Muttern an.

verschieden dichten Wollstand auf der Haut beruhen. Auch können Verschiedenheiten in der Wollschweißmenge bestehen.

Zur Erzielung von reiner Nachzucht wurden im Spätherbst 1905 die sechs Original-Muttern von dem importierten Bock gedeckt. Angaben über die Tragzeit lassen sich nicht machen, weil der Bock auf längere Zeit bei den Muttern blieb. Es fielen 2 Bock- und 4 Zibbenlämmer.



Fig. 8. Zackel ♀ 194/06 und Zackellamm 194/12.

Die weiblichen Tiere wurden ca. 1<sup>3</sup>/<sub>4</sub>jährig wieder zugelassen (mit Karakulböcken, vgl. unten).

Die Nachkommen der beiden einzigen schwarz gezeichneten Muttern 194 und 195, die Zibbe 194/06 (Fig. 8) und der Bock 195/06 hatten dieselbe Färbung wie ihre Mütter, so daß also das Schwarz über das Weiß des Bockes dominiert. 194/06 hatte laut Angabe eine weiße Nasenspitze.

Die Mutter 190/06 hatte einen rotbraunen Kopf und rotbraune Füße, im übrigen war sie weiß-grau, Wolle weiß mit vereinzelt schwarzgrauen Haaren. Ähnlich muß auch die Mutter 192/06 einer

Photographie zufolge gefärbt gewesen sein. Sie unterschieden sich also mit Ausnahme der wenigen pigmentierten Haare nicht von ihren Eltern.

Der Schädel von 195/06 ♂ (Fig. 7c) ist etwas kleiner als der des importierten Original-Bockes. Die Einsenkung in der vorderen Frontalia-Fläche ist bei ersterem stärker ausgeprägt als bei letzterem und in der Gegend der Tränenbeine ist er auch stärker geschnürt. Im übrigen sind keine besonderen Unterschiede vorhanden.

Auch die Schädel der Zibben zeigen keine wesentlichen Abweichungen gegenüber dem Schädel des Original-Muttertieres 195.

Wie bei den beiden Originaltieren 189 und 195, so besteht auch zwischen dem Bockschädel und den drei Zibbenschädeln der 1. Nachzucht ein Unterschied derart, daß die Hörner des Bockes bedeutend mächtiger und länger, mehr nach seitwärts gerichtet sind, während die Hörner der Muttertiere nicht in dem Maße divergieren, sondern steiler gestellt sind.

	Länge der Hörner	Länge der hinteren Kante in der Flexur	Entfernung der Hörner an der Basis	Entfer- nung der Horn- zapfen	Umfang der Hörner an der Basis	Divergenz der beiden Hörner
	cm	cm	cm	cm	cm	°
195/06 ♂	44	51	1,2	82	20,6	137
190/06 ♀	22	23,9	—	—	10,8	82
191/06 ♀	21,5	25,2	1,8	38	12,3	114
192/06 ♀	22,5	25,3	1,4	34	12,2	94

Von dem Originalbock unterscheiden sich die Hörner des 1. Nachzuchtbockes dadurch, daß sie stärker divergieren, an der Basis dichter zusammenstoßen und scharfkantiger sind. Im übrigen ist die Ausbildung eine ähnliche, nur sind die Querrippen bedeutend stärker und auch die übrigen Furchen kräftiger entwickelt. Das rechte Horn ist nicht vollkommen gerade, sondern weicht etwas aus der Drehungsachse ab. Die um sich selbst gewundenen Hörner beschreiben eine  $1\frac{1}{4}$  Windung. Die Farbe des Gehörns ist ein schmutziges Graugelb, stimmt also nicht völlig mit der Körperfarbe überein.

Die Hörner der Nachzucht-Muttern sind etwas kürzer wie die der Original-Tiere, in der sonstigen Ausbildung besteht aber kein Unterschied. Die Hörner sind gerade um sich selbst gewunden. Diese Umdrehung beträgt bei 190/06 eine Kreistour, bei 192/06 etwas mehr

und bei 191/06  $1\frac{1}{4}$  Kreisumdrehungen. Der Winkel, unter dem die Hörner entspringen, variiert von  $94^{\circ}$ — $114^{\circ}$ . Die Färbung der Hörner ist gelblich; bei 191/06 und 192/06 finden wir noch dunkle, unregelmäßige Längsstreifen. Die Querrippen der Hörner sind etwas regelmäßiger und kräftiger als bei der Originalmutter ausgebildet.

Über die Entwicklung und das Lebendgewicht gibt die folgende Tabelle Auskunft.

	Lebendgewicht in Pfund.									
	unmittelbar nach der Geburt	1906	1907	1908	1909	1910	1911	1912	1913	1914
193/06 ♂	10	32, 40	44, 44, 62	79	100	—	—	—	—	—
195/06 ♂	12,5	28, 34	34, 34, 52	72	107	104	117	118	127	114
190/06 ♀	8	—, 38	42, 49, 49	56	73	68	72	69	—	—
191/06 ♀	9	—, 36	42, 42, 45	55	90	63	74	—	—	—
192/06 ♀	9,5	—, 44	48, 54, 56	68	80	90	90	84	96	70
194/06 ♀	11	—, 36	44, 44, 54	70	87	75	84	80	—	—

Aus obigen Angaben ist ersichtlich, daß die Entwicklung sich nur langsam vollzieht und erst im zweiten bis dritten Jahr als im wesentlichen abgeschlossen bezeichnet werden kann. Dementsprechend wurden auch die Tiere erst ziemlich spät, frühestens mit  $1\frac{1}{2}$  Jahren zugelassen. Die erste Nachzucht-Generation erreicht ungefähr das Gewicht der Import-Tiere. Erst allmählich treten im Laufe der Entwicklung die männlichen Tiere im Gewicht hervor, wenn auch das Bocklamm gleich bei der Geburt etwas schwerer ist<sup>1)</sup>. Im Alter von ca.  $1\frac{1}{4}$  Jahren zeigte ein Zibbenlamm das höchste Gewicht, allerdings in der späteren Zeit überflügeln dann die männlichen Tiere die weiblichen bezüglich des Gewichtes. Bei gleichem Alter beträgt der Gewichts-Unterschied der Geschlechter ca. 20—45 Pfd. Aus der Tabelle geht ferner hervor, daß die Unterschiede im Lebendgewicht der einzelnen Mutterschafe ziemlich beträchtlich waren. Bis zu einem gewissen Grade kann man aus den Zahlen folgern, daß einem hohen Gewicht und guter Entwicklungsfähigkeit der Mutter auch die gleichen Eigenschaften bei ihrem Lamm entsprechen. Wenn wir von den Böcken absehen, stammte das schwerste Lamm von einer Mutter, die sich durch ihr gutes Gewicht auszeichnete. Das schwächste Lamm 190/06, das auch späterhin in der Entwicklung zurückblieb, fiel von einer Mutter, die das zweit-schwächste Gewicht und nur eine geringe Entwicklungsfähigkeit zeigte.

<sup>1)</sup> Nicht ohne Ausnahme.

Beifolgende Tabelle gibt eine Übersicht über die Schurgewichte:

	Vließgewicht in Gramm									
	ein-	zwei-	drei-		vier-		fünf-	sechs-	sieben-	acht-
	jährig									
193/06 ♂	1250	1600	2450	2850	2850 + 1800		1450	2100	2800	2200 + 1950
195/06 ♂	1300	2800	2550	—	—		—	—	—	—
190/06 ♀	1000	1850	1600	2000.	1600 + 550		1300	1400	—	—
191/06 ♀	1300	<b>2300</b>	1500	2000	1500 + 1100		—	—	—	—
192/06 ♀	<b>2200</b>	2070	<b>2100</b>	<b>2500</b>	<b>2100 + 1150</b>		1300	1500	2000	1750 + 1550
194/06 ♀	1800	2150	1900	2300	1900 + 800		1300	<b>1700</b>	—	—

Während bei den Originaltieren nicht bei jeder Schur das Vließgewicht des Bockes größer war als das der Mütter, übertrifft hier das Schurgewicht der Böcke das der Müttern. Allerdings ist bei der ersten Schur und, bei dem einen Bock auch bei der zweiten Schur, das Vließgewicht noch niedriger als das der Müttern. Auch hier ist das Gesamtergebnis einer Doppelschur im Jahre höher als bei einer einmaligen Jahresschur. Während bei 192/06 einem hohen Körpergewicht auch ein hohes Schurgewicht entspricht, ist dieses Verhältnis bei den übrigen Tieren nicht klar ersichtlich. 192/06 zeichnete sich wie die Mutter 192 durch das höchste Vließgewicht aus, es scheint also diese Eigenschaft der Mutter bei ihrem Nachkommen durchgeschlagen zu sein.

Der Bock 195/06 ging dreijährig, die Mutter 191/06 fünfjährig, 190/06 und 194/06 sechsjährig ein. Der Bock 193/06 wurde neunjährig geschlachtet, während die Mutter 192/06 in demselben Alter starb. Das höchste erreichte Alter dieser Generation beträgt neun Jahre.

Erst 1910 wurden wieder reinblütige Zackel gezogen und zwar wurden die beiden hier geborenen Böcke 193/06 (weiß) und 195/06 (schwarz) teils mit den importierten Müttern gepaart, teils mit der Nachzucht derselben. Es stammten von dem

Bock 193/06 aus 192 = 192/10 ♂

„ 190 = 190/10 ♀

„ 190/06 = > 190/10 ♀ und von dem

Bock 195/06 aus 193 = 193/10 ♂

„ 194/06 = 194/10 ♂

Die Tragzeit beträgt soweit ermittelt 149—152 Tage. Genaue Angaben über die Zeichnung der Tiere fehlen bis auf den Bock 192/10 und die Mutter 190/10. Ersterer wird, wie folgt, geschildert: Maul schwarz,

Kopf, Ohren und Hals bis fast an dessen Ansatz sind schwarzblau. Die Vorderfüße sind schwarz, die Hinterfüße schwarzblau, der Schwanz ist grau mit schwarzen Streifen an der Unterseite. Im übrigen wird das Tier als weißgrau geschildert. Die Wollprobe vom Blatt ist weiß bis auf vereinzelte braune Haare. Es liegt hier eine Art Akromelanismus vor. Obgleich beide Eltern nur an Kopf und Beinen pigmentiert waren, erstreckte sich das Pigment bei dem Nachkommen noch auf den Hals. Die Verteilung ist also nicht scharf auf bestimmte Körperteile lokalisiert. Hierfür spricht auch die Notiz von S. v. Nathusius, daß der Körper beim Lamm mit der entsprechenden Farbe meliert ist, mit der Kopf und Beine gefärbt sind (rot oder schwarz). Später blaßt dann die Farbe am Rumpf vollständig aus.

Der von 193/06 (weiß mit rotbraunem Kopf und Beinen?) und 192 (weiß mit rotbraunem Kopf und Beinen) abstammende Bock 192/10 hat eine weiße Körperfarbe wie beide Eltern, dagegen einen schwarzgefärbten Kopf, Hals und Beine. Er unterscheidet sich also nicht nur in der Verteilung des Pigments, sondern auch in der Farbe desselben von beiden Eltern. Diese Schwarzfärbung genannter Körperteile beruht vielleicht auf einer Intensivierung des braunen Pigments an Kopf und Hals der beiden Elterntiere und zugleich, wie schon oben angedeutet, auf einer weiteren Ausbreitung desselben nach dem Halse zu. Daß der Farbfaktor sich bei 192/10 auch sonst noch etwas auf dem Körper verteilt, geht daraus hervor, daß auch in der sonst weißen Wolle vereinzelte schwarzbraune Haare vorhanden waren. Ähnliches beobachtet man auch gelegentlich bei anderen Zackel-Wollen. Das Tier unterscheidet sich also nur durch die Intensität und weitere Verbreitung des Farbfaktors von seinen Eltern.

Die sich vom Kopf auf den Hals weiter ausbreitende Pigmentierung tritt gelegentlich auch sonst in Zackelzuchten auf, wie dies in der Literatur erwähnt wird.

Die Mutter 190/10 (Fig. 9) war weiß bis auf rotgelbe Ohren, Kopf und Füße, der Schwanz war weißgrau mit rotgelben Spitzen.

Die Mutter 190/10 muß einer Photographie zufolge weiß gewesen sein mit dunklerem Kopf (rotbraun?). Die Wollprobe war weiß.

Von den beiden in der Sammlung vorhandenen Schädeln des Jahrganges ist wieder der männliche Schädel (192/10) etwas größer als der weibliche (190/10). Der Schädel des Bockes ist in der Tränenbein-egend etwas stärker eingeschnürt als bei dem weiblichen Tier, auch ist die Einsenkung zwischen den Augenhöhlen bei dem Bock deutlicher

ausgeprägt, bei der Zibbe dagegen kaum angedeutet. Der die Hornzapfen verbindende Querwulst ist bei 192/10 gut, bei 190/10 dagegen kaum ausgebildet. Bei letzterem Tier ist der vordere Teil der Frontalia schwach nach außen gewölbt, im übrigen weisen die Schädel keine prinzipiellen Unterschiede gegenüber den oben beschriebenen auf. Der Bock 192/10 und die Schafe 190/10 und > 190/10 wurden von S. von Nathusius zu linksseitigen Hornbelastungsversuchen verwendet: die Beschreibung der Hörner berücksichtigt nur das rechte, normal ausgebildete Horn, da diese Versuche sowie ihre skelettmechanische Deutung an anderer Stelle gebracht werden sollen.

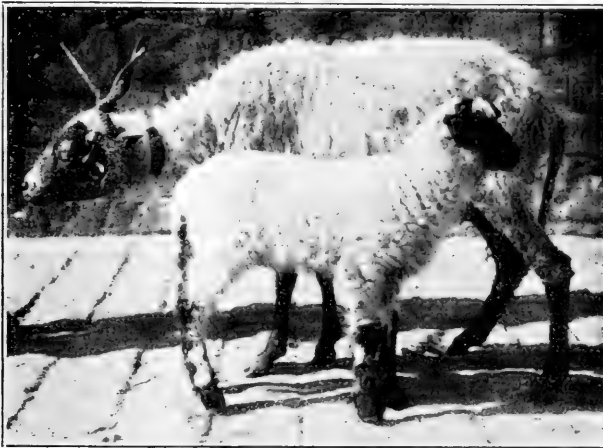


Fig. 9. Zackel ♀ 190/10 und Rhön-Zackel > 190/12 ♂.

Was die Hornform betrifft, so ist wieder das Horn des männlichen Tieres stärker und länger, als das verhältnismäßig flache Horn des weiblichen Tieres, bei ersterem ist es 38 cm lang, mit einem Umfang an der Basis von 18 cm, während es bei letzterem 22,5 cm lang ist, mit einem Basisumfang von 11,2 cm.

Die Ausbildung des Hornes des Bockes stimmt im allgemeinen mit der von 195/06 überein, nur ist es etwas kürzer, schwächer und vollkommen gerade. Die Torsion des Hornes beträgt  $1\frac{1}{4}$  Kreisumdrehung. Die Länge der hinteren Stirnkante in der Drehung mißt 44,5 cm. Die Färbung des Gehörns ist schwärzlicher als bei 195/06, entspricht also der Färbung der wolffreien Stellen des Körpers.

Das Horn der Mutter beschreibt eine Kreiswindung. Es liegt etwa in der Ebene des vorderen Teiles der Frontalia, ist also flacher

als bei den bis jetzt erwähnten weiblichen Tieren, und schräg nach hinten gerichtet. Die Divergenz der beiderseitigen Hörner ist geringer als bei dem Bock des gleichen Jahrganges. Die Länge der hinteren Stirnkante in der Drehung beträgt 24,8 cm. Das Horn ist gelblich und weist eine Reihe von schwärzlichen Längsstreifen, besonders auf der Hinterseite, auf, stimmt also im wesentlichen mit der Körperfarbe überein.

Im folgenden ist das Körpergewicht der Tiere des erwähnten Jahrganges zusammengestellt:

	Lebendgewicht in Pfund				
	unmittelbar nach der Geburt	1910	1911	1912	1913
192/10 ♂	7	16, 29, 34, 46	60, 68, 62	78	—
193/10 ♂	7	17, —, —, —	—	—	—
194/10 ♂	7	16, 31, 34, 40	52, 61	—	—
190/10 ♀	7	14, 21, 25, 34	48, 55, 55	71	71
> 190/10 ♀	5,5	12, 20, 27, 33	43, 47, 45	51	—

Aus der Tabelle ist wieder ersichtlich, daß sich die Entwicklung der Tiere sehr langsam vollzieht; das Gewicht der neugeborenen Lämmer war hier niedriger als bisher. Die Überlegenheit der Böcke bezüglich des Lebendgewichtes trat hier schon in früher Jugend hervor. Bei den beiden von dem Bock 193/06 abstammenden weiblichen Nachkommen tritt vielleicht eine Beeinflussung durch die Mütter derart ein, daß von dem schweren Tier 190 der schwerere Nachkomme fällt, der wie seine Mutter ein gutes Lebendgewicht erreicht. Allerdings ist auch hier die Möglichkeit nicht von der Hand zu weisen, daß die erwähnten Unterschiede durch das verschiedene Alter der Mütter bedingt sind. Die eine war bei der Geburt ihres Lammes vierjährig, die andere mindestens neunjährig.

	Schurgewicht in Gramm			
	1910	1911	1912	1913
192/10 ♂	600	1550	2000	—
193/10 ♂	—	—	—	—
194/10 ♂	700	1400	—	—
190/10 ♀	500	1300	1500	1800
> 190/10 ♀	450	1100	1300	—



Aus der Tabelle geht hervor, daß das Schurgewicht der Böcke höher ist als das der Muttern. Die wenigen Angaben lassen sich theoretisch kaum verwerten. Da die Schurergebnisse des ersten und zweiten Jahres bei dem Bock 192/10 höher sind als bei dem Vater, so ist darin vielleicht eine Beeinflussung durch die Anlage zur guten Wollproduktion von seiten der Mutter zu erblicken. Die von demselben Bock 193/06 stammenden beiden weiblichen Tiere ließen insofern vielleicht eine Beeinflussung durch ihre Mütter erkennen, als das höhere Schurgewicht von 190 hergeleitet werden kann, welche eine bessere Wollproduktion aufwies als ihre Tochter 190/06, die Mutter von > 190/10.

Der Bock 193/10 wurde ganz jung nach dem Zoo abgegeben. 194/10 wurde 1911 verkauft. Die Mutter > 190/10 sowie der Bock 192/10 fielen einer 1912 grassierenden, von englischen Schafen eingeschleppten, infektiösen Hauterkrankung zum Opfer. 190/10 starb dreijährig.

1912 fielen zwei Bocklämmer 194/12 und 190/12. Das erstere stammt von 193/06 aus 194/06 und das letztere von 193/06 aus 190/06. Die Tragzeit betrug 148 und 149 Tage.

194/12 (Fig. 8) hatte als junges Lamm ein dunkelgelecktes Gesicht und dunkelfleckige Beine, im übrigen war das Tier weiß.

Sehen wir uns nun die Vererbung der Farben der erwähnten Tiere an: Die Mutter 194 war vollkommen schwarz und wurde mit dem Bock 189 gepaart, der weiß war mit rotbraunem Kopf und gleichgefärbten Beinen. Aus dieser Paarung ging 194/06 ♀ hervor, die wie ihre Mutter ganz schwarz war. Es war also die schwarze Körperfarbe vollkommen dominant über die weiße. Diese Mutter wurde mit dem Bock 193/06 gepaart, der der Wollprobe und seiner Abstammung nach eine weiße Körperfarbe und rotbraunen Kopf und Beine hatte. In der Wollprobe waren nur vereinzelt braune Haare. Das aus dieser Paarung gefallene Lamm war weiß mit schwarzgelecktem Kopf und Beinen. Wie man nach der Kombination des Heterozygoten 194/06 (schwarz) mit dem rezessiven 193/06 (weiß) nach der Mendelschen Faktorenkombination erwarten konnte, war also die Körperfarbe des Lammes weiß. Was nun die Färbung des Kopfes und der Beine anbetrifft, so ist bei 194/12 eine Scheckung (Akropoikilismus) aufgetreten, die weder bei den Eltern noch bei deren Aszendenz, so weit verfolgbar, zu beobachten war. Es handelt sich hier vielleicht um eine Art von Mosaikvererbung ähnlich der, wie sie Wood bei der Kreuzung schwarzgesichtiger Suffolkschafe mit weißgesichtigen Dorsetschafen beobachtete. Nur liegen die Ver-

hältnisse insofern komplizierter, als bei den in Betracht kommenden Zackeln bei beiden Eltern Kopf und Beine gefärbt sind.

Nach einer vorhandenen Wollprobe von dem Lamm 194/12, die kurz nach der Geburt entnommen war, und einer Notiz von S. v. Nathusius zufolge besteht das Wollkleid aus feinen, von dem Körper abstehenden, korkzieherartigen Löckchen, die aber charakteristisch verschieden sind von den nach unten spiralig eingerollten, geschlossenen Locken des reinen Karakuls.

Über die Entwicklung des Körpergewichtes findet sich nur die Angabe, daß 190/12 unmittelbar nach der Geburt 8 Pfd., 194/12 10<sup>1</sup>/<sub>2</sub> Pfd. schwer waren. Ersterer wog nach 5 Monaten 23 Pfd., nach 6 Monaten 26, nach 8 Monaten 35, und nach 11 Monaten 51 Pfd.; 194/12 dagegen erreichte nach 3 Monaten 22 Pfd., nach 4 Monaten 25, nach 5 Monaten 31 und nach 7 Monaten 37 Pfd. Das Lamm, welches schon bei der Geburt ein höheres Körpergewicht aufwies, behielt dieses auch, soweit verfolgbare, späterhin bei.

Die letzten reinblütigen Zackel wurden 1913 gezüchtet. Es handelt sich um das Bocklamm 192/13 und das Zibbenlamm 195/13. Ersteres stammt von 193/06 aus 192/06 nach einer Tragezeit von 148 Tagen und letzteres von 193/06 aus 195 nach einer Tragezeit von 142 Tagen.

192/13 war einer Photographie (Fig. 10a) zufolge weiß mit dunklem (rotbraunem) Gesicht und Beinen. Da die Mutter eine weiße Körperfarbe hatte, ist auch hieraus wieder anzunehmen, daß der oben erwähnte Bock 193/06, über dessen Färbung nur ungewisse Angaben vorhanden sind, mit Bestimmtheit als weiß mit rotbraunem Kopf und Beinen anzusehen ist. 192/13 zeigt also dieselbe weiße Körperfarbe wie die Eltern.

195/13 sei nach dem derzeitigen Status etwas eingehender geschildert. Das Schaf ist verhältnismäßig hochgestellt, abgeschlagen und ziemlich schmal in der Schulter. Der schwarzbraune Kopf ist bis auf die schwarzbraun bewollten Backen und den grauwoiligen Stirnschopf nackt. Die Ohren sind ziemlich kurz und werden seitlich abstehend getragen. Die Füße sind bis zum Sprunggelenk frei und schwarzbraun. Im übrigen ist der Körper mit einer stark verfilzten Mischwolle bedeckt. Die grauen Grannenhaare überragen als lange korkzieherartige Zotten, vor allem am Hals, die bräunlich schwarze Unterwolle. Auf dem Widerrist und der Rückenmittellinie tritt das Grannenhaar etwas zurück, so daß hier die Unterwolle mehr zum Vorschein kommt. Der lange, zottige, bis unter das Sprunggelenk reichende Schwanz ist schwarzbraun.

Der Schädel von 192/13 (Fig. 7 d) unterscheidet sich nur unwesentlich von den bisher betrachteten Bockschädeln, nur ist die Einschnürung in der Tränenbeugegend nicht so stark wie sonst. Die Einsenkung zwischen den Augenhöhlen und der Quervulst zwischen den Hornzapfenbasen ist wie sonst gut ausgeprägt. Bei ihm ist vermutlich durch Verletzung das rechte Horn verkürzt. Das linke Horn ist 41,5 cm lang,



a

b

c

Fig. 10. a Zackel ♂ 192/13; b und c Zackel × Elektoral: b 15/13 ♂; c 16/13 ♂  
(Entfernung  $2\frac{1}{2}$  m).

das rechte 30 cm. Beide divergieren im Winkel von  $127^\circ$ . Die Richtung der Hörner ist fast dieselbe wie bei dem Originalbock. Im übrigen steht das Gehörn in seiner Ausbildung etwa in der Mitte zwischen dem Gehörn von 189 und 195/06. Die Hörner sind nicht vollkommen gerade, da die erste Drehung etwas aus der Drehungsachse herausfällt. Die Querrippen sind undeutlicher als bei 195/06, ebenso die Längsrippen und die Längsleiste an der unteren Kante. An der Basis sind die Hörner 1,8 cm entfernt und haben einen Umfang von 18,1 cm. Die Spitzenentfernung würde bei normaler Ausbildung des rechten Hornes etwa 70 cm betragen. Das Horn führt  $1\frac{1}{2}$  Drehung um die eigene

Achse aus. Die Färbung ist gelblich mit deutlichen schwärzlichen Längsstreifen.

Die Hornentwicklung vollzieht sich schon in sehr jugendlichem Alter; jedoch ist in späterer Zeit noch ein allmähliches Wachstum festzustellen. Mit  $1\frac{1}{2}$  Jahr hatte 192/13 (Fig. 10a), welcher nach 2 Jahren  $1\frac{1}{2}$  Hornumdrehung aufwies, schon fast  $\frac{3}{4}$  Drehung vollendet.

Die Hörner der jetzt noch lebenden Mutter 195/13 sind, wie immer im weiblichen Geschlecht, etwas steiler gestellt als bei den Böcken: sie sind gerade und 26 cm lang. An der Basis sind sie 2 cm weit voneinander entfernt, während der Abstand der Hornspitzen 42 cm beträgt. Die Hörner beschreiben ca.  $\frac{3}{4}$  Umdrehung und die hintere Stirnkante hat in der Flexur eine Länge von 27,2 cm, während der Umfang an der Basis 14 cm beträgt. Im übrigen treten keine besonderen Unterschiede hervor. Im folgenden geben wir eine Übersicht der Körper- und Vließgewichte:

	sofort nach der Geburt	a) Lebendgewicht in Pfund								
		1913	1914	1915	1916	1917	1918	1919	1920	1921
192/13 ♂	—	46, 60	74, 90	71	—	—	—	—	—	—
193/13 ♀	6	32, 34	61	60	75	69	69	72	69	84

	b) Vließgewicht in Gramm						
	1914	1913	1916	1917	1918	1919	1920
192/13 ♂	1800 + 1850	—	—	—	—	—	—
195/13 ♀	1300 + 2600	2600	1760	2500	1830 + 350	1600 + 500	920 + 850

Der Bock 192/13 ging zweijährig ein.

Bis auf die Mutter 195/13 ist die seit 1903-reingezogene Zackelherde ausgestorben.

### 3. Zackelkreuzungen.

Sowohl die Zackel der älteren wie der neueren Zucht dienten zu den verschiedensten Kreuzungsversuchen. Bei den Bastardierungen der Höhen- und Niederungszackel verfolgte Kühn den Zweck, die Verwandtschaft und die Abstammung der Schafe, speziell auch der Zackelschafe festzustellen. Aus der fruchtbaren, unfruchtbaren oder gar nicht aus-

föhrbaren Kreuzung der Tiere wurde auf die nähere oder fernere Verwandtschaft derselben geschlossen.

Zu diesem Zwecke wurden Kreuzungsversuche von Zackeln einerseits mit Ziegen und Halbschafen, andererseits mit Wildschafen. Wildschaf-Abkömmlingen und anderen Hausschafassen vorgenommen. Kreuzungen mit Ziegen und Mähnschafen verliefen vollkommen erfolglos, sei es, daß die Böcke die Muttertiere entweder gar nicht besprangen oder letztere güst blieben. Mit Wildschafen wurden dagegen Erfolge erzielt. Kreuzungen zwischen Mufflon und Zackel erwiesen sich in jeder Blutmischung fruchtbar. In der F<sub>1</sub>-Generation schlug das Mufflonhorn sehr stark durch. Die Tragzeit der durch den Mufflonbock gedeckten Zackelmuttern betrug in einem Falle 149 Tage und das Lamm war 6½ Pfd. schwer, in einem anderen Falle 150 Tage, während das Lammgewicht 5 Pfd. betrug und in drei Fällen 154 Tage, während die Lämmer 5 Pfd. 200 g, 5 Pfd. und 5 Pfd. 300 g wogen. Aus einer anderen Paarung mit einem Mufflonbock ging ein 6 Pfd. schweres Lamm hervor nach einer Tragzeit von 147 Tagen.

Auf diese Mufflon-Kreuzungen, wie auf die Argali × Rambouillet × Zackel- und die vielblütigen Kreuzungen, die teilweise Zackelblut enthalten, soll nicht näher eingegangen werden.

Die seit 1903 gehaltenen Zackelschafe dienten zu verschiedenen Kreuzungen mit anderen domestizierten Hausschafen. 1911 stammen aus der Paarung mit dem Schwarzkopf- oder Somalischaf ein Zibben- und drei Bocklämmer. Die Tragzeit betrug 148—157 Tage und das Lammgewicht 6—7½ Pfd. Die Muttertiere entstammten bis auf das Originaltier 195 der Nachzucht 1906 (190/06, 192/06 und 194/06). Die vier aus der Kreuzung stammenden Bastarde wurden sämtlich 1912 verkauft, nachdem sie in nicht ganz Jahresfrist ein Gewicht von 72 bis 88 Pfd. erreicht hatten.

Die Lämmer zeigten einen zierlichen Bau und erinnerten in ihrem Habitus an das Somali. Sie hatten jedoch einen langen bis zum Sprunggelenk herabreichenden Schwanz, der als väterliches Erbteil eine Verdickung an der Basis aufwies. Soweit erkennbar, hatten die Tiere Hornansätze. Die Hornbildung scheint hier also über Hornlosigkeit zu dominieren. Über die weitere Ausbildung des Gehörns wissen wir jedoch nichts. Die bei dem Somalischaf vorhandene starke Wamme findet sich in schwacher Ausbildung auch bei den Bastarden.

Sämtliche Lämmer waren vollkommen schwarz bis auf kleine, weiße Flecke von verschiedener Größe auf dem Kopf und an der Seite; diese

fehlten jedoch bei einem Tier. Die Schwarzfärbung der Lämmer scheint durch die Erbmasse des Vaters bedingt zu sein, wenn auch die beiden Tiere 194/11 und 195/11 (Fig. 6) die Anlage zur Schwarzfärbung durch ihre schwarzgrau gefärbten Mütter ererbt haben könnten. Für die erstere Annahme spricht, daß auch bei der Kreuzung weißer Zackelmuttern mit Somali und auch allgemein bei der Bastardierung von Somalischafen mit anderen weißen Schafrassen schwarze, weißgefleckte Lämmer fallen. Dieses konnte z. B. festgestellt werden bei der Kreuzung von Somaliböcken mit Dishley-Merinos, Rambouillet- und Electoralschafen. Diese Bastardlämmer waren schwarz und zeigten nur kleine weiße Flecke an der Stirn, am Körper oder an der Schwanzspitze. Wir finden hier eine Parallele zu den Ergebnissen von Dechambre<sup>1)</sup>, dessen beide Bastarde aus der Kreuzung des Somalischafes mit dem einfarbig weiß bewollten Berrichonschaf entweder einfarbig schwarz waren oder schwarz mit weißen Flecken auf der Stirn und einer unregelmäßig ausgezackten weißen Platte auf dem Rücken. Bei letzterem Tier zeigten Schwanz und Hinterbeine distales Weiß.

Den Photographien zufolge (vergl. Fig. 6) zeigten die Lämmer bis auf eins noch nach zwei Monaten eine Lockung, die nicht so korkzieherartig gewunden und offen war, wie bei dem Zackellamm 194/12, sondern infolge ihrer stärkeren Geschlossenheit etwas an die Karakullockung erinnert. Die Anlage zur Lockenbildung ist wohl auf den Zackel zurückzuführen, jedoch ist es vielleicht möglich, daß durch den Einfluß des Somalis die Lockung mehr geschlossener ausgebildet wird. Auch bei den Somalilämmern kann man ja eine schwache Lockung beobachten. Die Spiralen der einzelnen Locken sind jedoch nur gering ausgebildet, liegen aber dem Körper dicht an.

Nur bei dem Lamm 194/11 ist eine Lockung nicht zu erkennen, vielmehr besitzt es ein schlichtes somaliähnliches Haarkleid.

Die Bastarde zeigen also eine gleichzeitige Beeinflussung durch beide Eltern, lassen jedoch hierin eine Verschiedenartigkeit erkennen.

Über das Lamm einer Kreuzung zwischen Rhön und Zackel (Fig. 9) finden wir folgende Angaben. Das Tier war weiß bis auf das schwärzliche Gesicht und Ohren. Die Füße sind vom Sprunggelenk an schwarz mit weißen Flecken. Der Schwanz ist weiß bis auf die schwarze Schwanzspitze. Die Anlage zur Schwarzfärbung beim Rhönschaf dominiert hier über die Anlage zur rötlichen Färbung des Zackels. Die

<sup>1)</sup> Zitiert nach Lang.

Verteilung des Schwarz ist jedoch eine unregelmäßige an den Beinen wie am Kopf; man könnte diese auf das Rhönschaf zurückführen, bei dem wir gelegentlich auch schwarze Fleckung an den Extremitäten finden. Andererseits besteht aber eine größere Wahrscheinlichkeit dafür, diese Fleckung an den Extremitäten als eine Mosaikvererbung aufzufassen, da wir eine gleiche Fleckung am Kopf und Beinen auch bei anderen Kreuzungen zwischen weißen Zackeln mit rotbraunem Kopf und zwischen anderen einfarbig weißen Schafrassen beobachten.

Wir wenden uns jetzt den Kreuzungen zwischen einem Hundisburger Rambouillet mit Zackelschafen zu. Der erste Bastard dieser Art 192/14 ♀ aus der Mutter ♀92/06 wurde nach 151-tägiger Tragzeit geboren. Der Bastard war weiß, Kopf und Vorderbeine dagegen rotbraun. Die Innenseite der Hinterbeine war schwarzblau, im übrigen sind letztere weiß gestreift. Hier hat also die Färbung der Mutter über die des Vaters dominiert. Das Tier hatte gelbliche Hörner und zwar soll das Horn nach außen gerichtet und ähnlich gestaltet gewesen sein, wie das Gehörn des später zu besprechenden Bastards Zackel × Electoral 15/14, nur war es wohl an der Basis dicker. Über die Körperformen der Bastarde liegen keine Angaben vor.

Über Körper- und Vließgewichte gibt die folgende Tabelle Aufschluß:

unmittelbar nach der Geburt	Lebendgewicht in Pfund				
	1915	1916	1917	1918	1919
8,5	61, 61, 89	90	81	88	91
	Vließgewicht in Gramm				
—	3450	2700	4100	3590 + 750	2700

Die körperliche Entwicklung scheint sich etwas rascher zu vollziehen, als bei den reinblütigen Tieren, auch sind wohl die Schurerträge höher als bei dem Zackelschaf. Es ist also eine gewisse Beeinflussung durch den Rambouilletbock in Richtung auf eine Erhöhung des Vließ- und Lebendgewichtes festzustellen.

Der Bastard diente selbst wieder als Unterlage für Kreuzungen mit Karakuls. Nach 150-tägiger Tragzeit resultierte aus der Paarung mit dem hornlosen Karakulbock 20/14 das Zibbenlamm 192/16 und mit Bock 1/15 nach der gleichen Tragzeit das Zibbenlamm 192/18. Ferner stammte von dem Karakulbock √ 1/14 aus der gleichen Mutter nach 151-tägiger Tragzeit das Bocklamm 76/19.

Alle Tiere zeigten den Typus des Landschaftes, der Kopf der beiden ersteren ist ziemlich lang und kaum geramst, die Ohren sind lang und herabhängend wie meist beim Karakul. Der Kopf bis zu den Ohren ist wolffrei, nur die Stirn ist bewolft. Die Tiere haben nur ganz kleine Hornansätze. Die Hornlosigkeit der Vätertiere (1/15 hatte nur ganz kleine Hornstummeln) hat also fast vollkommen dominiert über die bei der Mutter vorhandene Hornausbildung.

Bei den erwähnten Bastarden ist der Schwanz lang herabhängend und an der Basis nur wenig verbreitert. Eine schwache Knickung ist bei 192/18 nur eben angedeutet. In der Ausbildung des Schwanzes tritt hier der Karakultyp noch stärker zurück.

Bei 192/16 und 192/18 sind der Kopf bis zu den Ohren und die Beine schwarz bzw. schokoladenbraun, während das grobe, durch reichliche Unterwolle verfilzte Haarkleid grau gefärbt ist bis auf einen dunklen Rückenstreifen bei 192/16. Die Schwanzspitze ist bei beiden dunkelbraun.

Bei 76/19 war die Gesamtfarbe weiß bis auf braune Ohrenspitzen, braune Augenringe, dunklen Aalstrich und einen dunkelbraunen Sattel auf dem Widerrist. An der linken Hüfte befindet sich ein dunkelbrauner Fleck. Vorder- und Hinterbeine sind braun gefleckt. Brust und Bauch sind hellbraun. In der Färbung hat also bei den beiden ersten Tierer der Karakul im wesentlichen dominiert. Anders verhält es sich dagegen bei dem dritten Bastard. Hier ist die braune Färbung wohl als das in seiner Mutter enthaltene Erbteil des Zackels anzusehen, nur ist hier auf sämtlichen Körperteilen eine Scheckung vorhanden. Eine derartige Scheckung findet sich wohl auf dem Körper, nicht aber an Kopf und Beinen bei dem Zackellamm, wie einer Angabe von S. v. Nathusius zu entnehmen ist.

Wie man aus der folgenden Tabelle ersehen kann, zeigt 192/16 (Karakul  $\times$  Rambouillet  $\times$  Zackel) keine wesentlichen Unterschiede in bezug auf Körper- und Vließgewicht gegenüber seiner Mutter Rambouillet  $\times$  Zackel.

Bei 192/18 ist das Schur- wie das Körpergewicht geringer als bei dem vorigen. Soweit nach den bis jetzt vorliegenden Feststellungen eine Beurteilung möglich ist, scheint sich 76/19 dem zuerst erwähnten Tier zu nähern, dabei ist freilich zu bedenken, daß es sich um einen Bock handelt.



	Lebendgewicht in Pfund					
	unmittelbar nach der Geburt	einjährig	zweijährig	dreijährig	vierjährig	fünf- jährig
192/16 ♀	12	88	94	103	101	101
192/18 ♀	8	69	92	93	—	—
76/19 ♂	10	66	95	—	—	—
Vließgewicht in Gramm						
192/16 ♀	—	3600	3880 + 700	3000 + 1000	2000 + 1400	—
192/18 ♀	—	2300 + 850	1300 + 1350	—	—	—
76/19 ♂	—	1250 + 2050	—	—	—	—

Nur bei 192/18 existieren Angaben über die Ausbildung der Lockung des Jugendkleides (Fig. 11). Es war vollkommen schwarz und zeigte schlechte Ausbildung der Karakullockung. Das Lamm war verhältnismäßig hochbeinig. Bei dem weiß-braungescheckten Bock 76/19 war die Lockung entweder nur halbmondförmig angedeutet oder korkzieherartig abstehend.

Es erfolgte nun die Rückkreuzung zwischen Karakul × Rambouillet-Zackel mit dem Karakul. Die Mutter 192/16 brachte mit dem Karakulbock 1/15 das Zibbenlamm > 192/18, und mit dem Karakul √ I/14 das Bocklamm 73/19. Die Tragzeit betrug bei ersterem 150 Tage, bei letzterem 152 Tage, das Gewicht der Lämmer bei



Fig. 11.

Karakul × (Rambouillet × Zackel) 192/18

der Geburt war bei beiden 10 Pfd. Die Zibbe erreichte nach Jahresfrist ein Gewicht von 70 Pfd., zweijährig 78 Pfd. und dreijährig 86 Pfd., während der Bock zweijährig 112 Pfd. schwer geworden ist. Einjährig schor > 192/18 1700 + 900 g Wolle, und der Bock 1150 + 2000 g.

Die beiden Lämmer waren vollkommen schwarz und zeigten schon in stärkerem Maße als die erste Anpaarung den Karakultyp. Die Tiere waren weniger hochbeinig und der Schwanz zeigte an der Basis schon

eine beträchtliche Verdickung und eine Einknickung bei dem Übergang in das allerdings für ein Karakul zu lange freie Schwanzende. Der ausgesprochene Karakultyp tritt hier also im Schwanz noch nicht vollkommen hervor. Die Lockung war geschlossener, immerhin war das Fell für ein typisches Karakul noch mäßig.

Während > 192/18 nur Hornansätze aufwies, war bei 73/19 das Horn links auf einen kurzen Stummel beschränkt, rechts dagegen war ein kleines im Querschnitt fast spindelförmiges Horn vorhanden, das eine kurze nach vorn auf das Auge zu gerichtete Krümmung aufwies, dessen Ende jedoch wegen Gefährdung des Auges abgeschnitten war. Die Querrippen waren nur undeutlich.

Es sei aufmerksam gemacht auf die Ungleichartigkeit der beiden Tiere bezüglich der Hornausbildung und die Asymmetrie des zuletzt erwähnten Tieres. Beide stammen von Eltern, die nur Hornstummeln hatten, in ihrer Aszendenz jedoch ist die Hornbildung enthalten.

Der noch verhältnismäßig lange Kopf ist bei beiden Tieren frei bis auf die bewollten Hinterbacken und Stirn. Bei 73/19 ist der Stirnschopf nur wenig ausgeprägt. Die Ohren sind bei beiden Tieren ziemlich lang und herabhängend. Kopf und Beine sind schwarz gefärbt und ziemlich tief bewollt. Im übrigen ist der Körper bedeckt mit einer hellgrauen Mischwolle, deren Unterwolle schwarzbraun gefärbt ist. Der Bauch ist mäßig bewollt.

Es ist also ersichtlich, daß erst in der zweiten Rückkreuzung mit dem Karakul der Karakultyp stärker zum Vorschein kommt, wenn auch gewisse Merkmale z. B. Schwanzbildung und Lockung noch auf die Beimischung fremden Blutes deuten. Die weiteren Rückkreuzungen mit dem Karakul sollen nicht näher erläutert werden.

Nunmehr sei auf die Zackel-Electoral-Kreuzung eingegangen. Es wurde 1912 der Zackelbock 192/10 mit den Electoralschafen 15, 16 und 17 und 1913 der Zackelbock 193/06 mit den gleichen Müttern gepaart. Die Electoralschafe stammten von Gadegast, Oschatz. Es fielen die Lämmer 15/13 ♂, 16/13 ♂, 17/13 ♀, 16/14 ♂, 17/14 ♂ und 15/14 ♀ nach 150—152tägiger Tragzeit.

Zum Verständnis der Kreuzung sei vorausgeschickt, daß diese Electoralschafe, die zur Zucht Verwendung fanden, in ihrem Typus mit ihren nicht sehr hochgestellten, kräftigen Figuren, verhältnismäßig kurzem Kopf und gedrungenem Hals nicht mehr dem ursprünglichen Electoraltypus entsprachen, sondern Ähnlichkeit mit den noch nicht überzüchteten Negrettis aufwiesen.

Hierfür spricht auch ihr hohes Schurgewicht, die reiche Bewollung des Kopfes und der Beine. Beifolgend geben wir eine Übersicht ihrer Körper- und Schurgewichte:

Lebendgewicht im Jahresdurchschnitt in Pfund							
	1911	1912	1913	1914	1915	1916	1917
15	111	99	98	95	87	89	87
16	101	89	88	—	—	—	—
17	98	88	81	85	80	79	84
Vließgewicht in Gramm							
15	3050	2700	3300	3600 + 3500	3500	2500	4050
16	3250	2850	3200	—	—	—	—
17	3250	1800	1200	3550 + 3150	3150	1950	2600

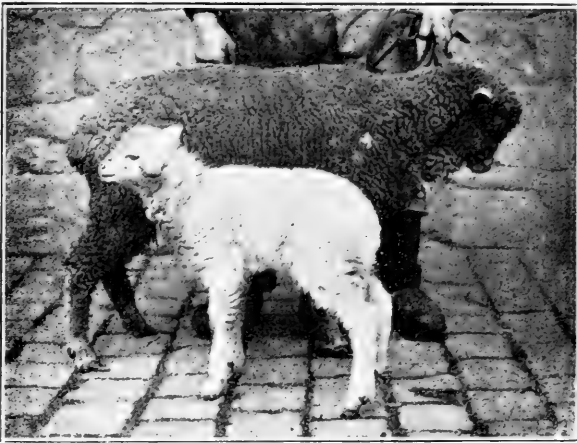


Fig. 12. Elektoralshaf 16 und Zackel  $\times$  Elektoralamm 16/13 ♂.

Was nun die Bastarde anbelangt, so sind diese etwas höher gestellt und schmäler als ihre Mütter, ferner sind auch Kopf und Hals länger. Die Ohren sind verhältnismäßig kurz und werden seitlich abstehend getragen. Die Tiere haben einen langen, bis zum Sprunggelenk herabreichenden Schwanz und sind im Kreuz abgeschlagen.

Die Lämmer 16/13 (Fig. 12) und 17/13 waren weiß bis auf schwarze Flecke auf der Nasenspitze. Bei 17/13 sind außerdem noch Stirn, Ohren und Füße rotbraun gefleckt, während bei 16/13 (Fig. 10c)

die Beine eine undeutliche, schwarze Scheckung aufweisen. 15/13 war weiß mit schwarzem Maul und schwarzweiß-gefleckter Nasenspitze. Um die Hornansätze herum befanden sich schwarzblaue Flecken, ebenso zeigte auch der Nacken dieselbe Farbe. Die Beine sind schwarzblau und weiß gefleckt. Photographien zufolge haben die Tiere diese Zeichnung auch im späteren Alter beibehalten. 16/14 war weiß bis auf Maul, Nasenspitze, Hornansätze und Beine, welche schwarzgefleckt waren. Der Hodensack war schwarz. 15/14 ist weiß bis auf schwarze Flecken an der Oberlippe, der Nase, im Gesicht bis zum Mundwinkel, um die Hornansätze und an den Beinen. Über 17/14 fehlen Angaben.

Die Mütter sämtlicher Bastarde sind weiß, von den väterlichen Bastard-Erzeugern ist 193 06 weiß mit rotbraunem Kopf und Beinen, wie schon oben erwähnt, und der andere Bock 192/10, sein Sohn, ist weiß mit schwarzem Kopf und Beinen. Über das Zustandekommen der Schwarzfärbung bei letzterem haben wir uns oben auseinandergesetzt und diese als eine Intensivierung des rotbraunen Pigments aufgefaßt. Wie bei der erwähnten Kreuzung 193 06  $\times$  192, nämlich bei der Paarung weißer Zackel, deren Kopf und Beine rotbraun waren, bei dem Nachkommen eine Verstärkung des braunen Pigments zu schwarz zu verzeichnen ist, so können wir eine solche auch bei der Paarung eines weißen Zackels mit rotbraunem Kopf und Beinen, mit einem rein-weißen Electoral beobachten. (16/14 und 15/14, Fig. 13).

Die bei dem Nachkommen des Bockes 192/10 zum Vorschein kommende schwarze Zeichnung ist als das direkte Erbteil des Vaters anzusehen: die bei 17/13 zum Vorschein kommende rotbraune Pigmentierung spricht dafür, daß diese bei dem Vater 192/10 latent noch vorhanden war und daß es berechtigt ist, das Schwarz als eine Intensivierung des Braun anzusprechen. Bei der Kreuzung mit dem weißen Electoral ging diese zum Teil wieder zurück (17/13).

Während das Pigment bei den beiden Böcken, die zur Kreuzung mit den Electoralschafen Verwendung fanden, gleichmäßig auf Kopf und Beinen und bei 192/10 auch auf dem Nacken verteilt war, können wir bei ihren Nachkommen eine ausgesprochene Fleckung am Kopf und an den Beinen und bei dem Nachkommen von 192/10 (15/13) auch am Nacken feststellen. Man kann diese Erscheinung also, da die Mütter gleichförmig weiß waren, als eine Mosaikvererbung auffassen.

Von den Bastarden liegt nur der Schädel von 17/13 (Fig. 14c) vor, dieser ist ziemlich lang, in der Tränenbeingegegend nur wenig eingeschnürt und die vordere Fläche der Frontalia, die zwischen den Augen

kaum eingesenkt ist, wölbt sich schwach hervor und geht in weniger steilem Winkel als beim Zackel allmählich in die hintere Frontalia-Ebene über. Der zwischen den Hornzapfenbasen vorhandene Querwulst ist schwächer ausgebildet als bei den Zackelschädeln. Die beiden

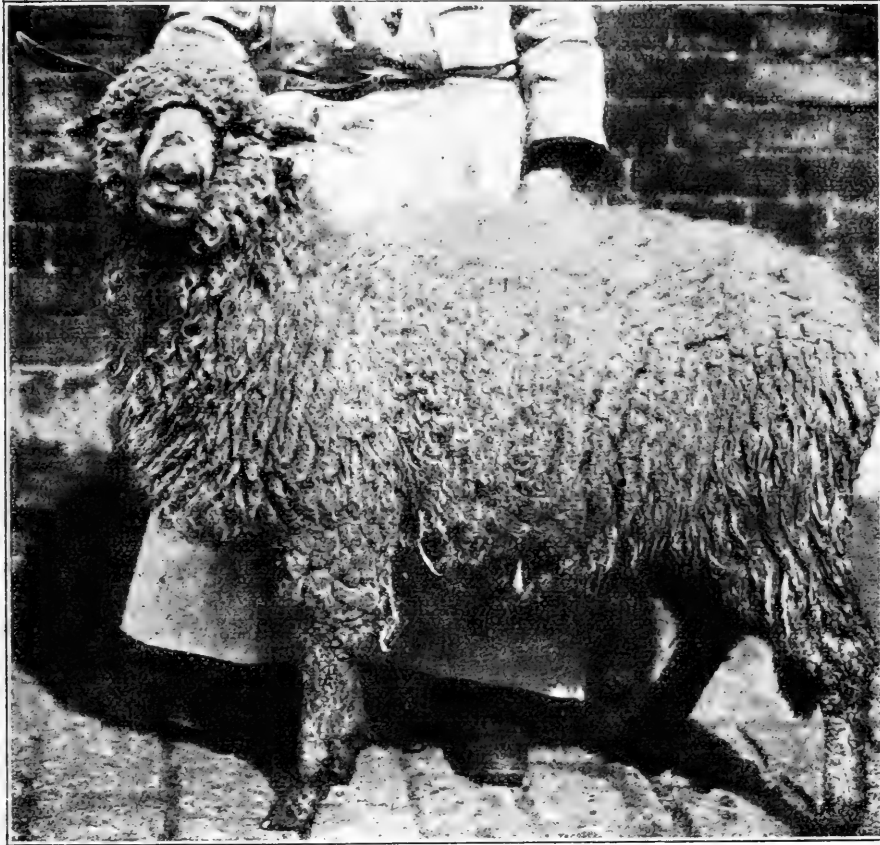


Fig. 13. Zackel  $\times$  Elektoral 15/14  $\circ$  (Entfernung 2 m).

Hörner von 17/13 sind unsymmetrisch entwickelt und waren an der Basis 4,5 cm voneinander entfernt. Ihr Querschnitt ist fast spindelförmig und ihr Umfang mißt 11,2 cm. Während die vordere Stirnflächenkante sehr stark abgeflacht ist, treten die untere und auch die hintere Stirnflächenkante scharf hervor. Die beim reinen Zackel immer vorhandene Leiste an der unteren Kante ist hier kaum angedeutet,

dagegen tritt oberhalb derselben der Längswulst deutlich hervor. Im übrigen ist die hintere Fläche ausgehöhlt. Die Querrippen folgen sich sehr dicht aufeinander (in 0,2—0,3 cm Abstand); ihre Entfernung nimmt

nach der Spitze des Hornes zu. Die Spitze selbst ist fast glatt und abgerundet.

Das rechte Horn beschreibt einen dreiviertel Kreisbogen, dessen Fläche schräg nach unten und vorn gegen den Schädel geneigt ist. Nach hinten reicht das Horn nicht über die an das Hinterhaupt gelegte Ebene hinaus und der tiefste Punkt der Hörner erreicht nicht die oberste Backenzahnreihe. Die gegen die Augenhöhle gerichtete Spitze ist abgeschnitten.

Das linke Horn ist zunächst schräg nach seitwärts und hinten gerichtet, biegt dann nach außen und vorn um und verläuft schließlich etwas schräg nach oben. Im letzten Abschnitt ist es leicht gedreht. Die Länge in der oberen Kante mißt in der Flexur 27,5 cm. Die Färbung beider Hörner ist bräunlich gelb.

Die Hörner des jetzt noch lebenden Zackel - Elektoral-



Fig. 14. Schädel von Zackelkreuzungen.  
a—b Karakul  $\times$  Zackel: a 191/05  $\sigma$ ; b 193/05  $\sigma$ .  
c Zackel  $\times$  Elektoral 17/13  $\sigma$ .

schafes 15/14 (Fig. 13) sind 20 cm lang, fast gerade und stehen seitlich ziemlich wagerecht vom Kopf ab und zwar in stärkerem Maße als selbst bei dem Zackelbock. Die Basen der Hörner sind 2 cm und die Spitzen 41 cm weit voneinander entfernt. Die Hörner beschreiben nicht ganz eine Spiraltour um die eigene Achse. In der Drehung ist die obere Kante 25 cm lang. Der Umfang an der Basis beträgt 12 cm. Der Querschnitt der Hörner ist fast spindelförmig mit scharf zugespitzter

oberer und hinterer Stirnflächenkante. Die untere Kante ist schwach leistenförmig abgesetzt, im übrigen ist die hintere Fläche ebenso wie auch die Querrippen in der gleichen Weise strukturiert wie bei dem vorher erwähnten Tier. Die Farbe der Hörner ist gelblich.

Die Hörner von den Böcken 15/13 und 16/13 stimmen halbjährig laut Photographie (Fig. 10 b, c) in ihrer Ausbildung mit der noch jetzt lebenden, siebenjährigen Mutter 15/14 überein. Nur stehen sie nicht in dem Maße wagerecht vom Kopf ab wie bei dieser.

Daß die zackelähnliche Ausbildung des Hornes nicht eine Eigentümlichkeit der Kreuzungsböcke ist, beweist die ähnliche Ausbildung bei der Mutter 15/14. Im Vergleich zu der Hornausbildung der Zackel tritt hier eine stärkere Ausbildung der Hörner im männlichen Geschlecht nicht hervor. Bei der Kreuzung der Zackel mit den hornlosen Electoral-schafen kann man also bei den Bastarden von einer Dominanz der Hornbildung gegenüber der Hornlosigkeit sprechen. Der Querschnitt und die Oberflächengestaltung der Hörner weist bei sämtlichen Bastarden weitgehende Übereinstimmung mit dem Horn der weiblichen Zackel auf. Die Hornform neigt bei den Bastarden 15/13, 16/13 und 15/14 mehr dem Zackeltyp zu, da sie gerade vom Kopf abstehen und um die eigene Achse etwas gedreht sind. Bei 17/13 dagegen tritt der Merino-Einfluß insofern stärker hervor, als die Hörner eine nach unten, vorn gerichtete Spirale bilden.

Die  $F_1$ -Bastarde der Kreuzung Zackel-Electoral sind also in der Hornbildung nicht einheitlich. In der äußeren Struktur und in der Querschnittsform tritt eine Dominanz des Zackels hervor, wenn auch nicht die Böcke die beim Zackel vorhandenen kompakten Formen aufweisen. In der Hornform zeigen sich einerseits Annäherungen an die Zackel, andererseits tritt eine stärkere Beeinflussung durch die Hornform der Electoral-Rasse hervor. Man kann hier von einer Variabilität der Heterozygoten sprechen. In Übereinstimmung mit der Hornausbildung bei 15/14 ist den Angaben zufolge auch die oben erwähnte von Rambouillet  $\times$  Zackel 192/14 zu bringen.

Über die Entwicklung des Körpergewichtes gibt uns folgende Tabelle Aufschluß (siehe Tabelle S. 156 oben),

Aus dieser Zusammenstellung geht hervor, daß sich die Kreuzungsprodukte sehr ungleichmäßig entwickelten. Während die einen, wie 16/13, schon im zweiten Jahr 110 Pfd. Körpergewicht aufwiesen, war 17/14 nur 68 Pfd. schwer. Ein ähnlicher Unterschied tritt wenigstens im zweiten Jahr auch bei den Müttern hervor. Hier wird allerdings

	Unmittelbar nach der Geburt	im 1. Jahr	im 2. Jahr	im 3. Jahr	im 4. Jahr	im 5. Jahr	im 6. Jahr
15/13 ♂	—	—	80, 107, 97, 93, 126	95	—	—	—
16/13 ♂	—	15, 24	80, 110, 90, 97, 124	94	—	—	—
16/14 ♂	9	19, 62	—	—	—	—	—
17/14 ♂	11	32, 74	60, 68	—	—	—	—
17/13 ♀	11	—	70, 92, 84, 65	75	85	—	—
15/14 ♀	9	19, 52, 52	52, 52, 76	75	81	83	98

der Unterschied später ausgeglichen: möglicherweise ist hier auch der Einfluß der Eltern verschieden.

Über die Vließgewichte finden wir folgende Angaben:

Nr.	einjährig	zwei- jährig	dreijährig	vierjährig	fünfjährig	sechsjährig
15/13 ♂	2400 + 3750	3750	—	—	—	—
16/13 ♂	3000 + 3900	3900	—	—	—	—
17/14 ♂	2750	—	—	—	—	—
17/13 ♀	2200 + 400	4100	2240	—	—	—
15/14 ♀	2200	2400	4100	2400 + 450	3000 + 700	1500 + 1650

Von gewissen Schwankungen abgesehen, scheinen die Vließgewichte eine Erhöhung erfahren zu haben, da wir beim Zackelvließ Gewichte von über 5 Pfd. nur als Ausnahme beobachteten. Zum Teil nähern sich die Zahlen bedeutend denen, die wir bei dem Electoral feststellen konnten.

Die Zackel-Electoral-Bastarde wurden nun wieder mit Karakul gekreuzt. Es handelt sich um das Zibbenlamm 17/16 von dem Karakul v 1/14 (Hornansatz) aus 17/13, das Zibbenlamm 37/19 von dem hornlosen Karakulbock 20/14 aus 15/14 und das Zibbenlamm 163/20 von dem hornlosen Karakulbock > 256/17 aus 15/14. Die Tragzeit betrug 149, 150 und 156 Tage. Erstmalig wurden die beiden Mütter mit nicht ganz zwei Jahren zugelassen.

17/16 war der Photographie nach weiß, der Kopf lang und etwas geramst. Die Ohren sind ziemlich lang und etwas herabhängend. Der Körper ist bedeckt mit einer langen, zottigen, in korkzieherartigen Strähnen abgewachsenen Mischwolle. Die Beine sind ziemlich tief bewollt.



Stirn und Backen sind mit Wolle bedeckt. Über den Schwanz läßt sich aus der Abbildung nichts ersehen.

Die beiden anderen Bastarde waren als Lämmer vollkommen schwarz und zeigten eine schlechte oder noch ziemlich mäßige Karakullockung, da die einzelnen Locken noch nicht geschlossen sind. Bei den erwachsenen Tieren sind Gesicht, Ohren und Beine schwarz; das Gesicht ist frei bis auf die bewollten Hinterbacken und einen Stirnschopf, der bei 163/20 kaum angedeutet ist. Im übrigen ist der Körper bedeckt von einer zottig abgewachsenen, langen und vor allem bei 163/20 stark verfilzten Mischwolle. Diese ist bei 37/19 grau und wird von vereinzelt bräunlichen und schwärzlichen Strähnen unterbrochen. Bei 163/20 ist die Wolle schwarzbraun.

Der Bauch ist verhältnismäßig gut bewollt.

Der Schwanz hängt lang herab und ist an der Basis kaum verdickt.

Bezüglich der Färbung dominiert das Schwarz des Karakuls bis auf 17/16. Dieser ist, wie oben gesagt, weiß. Der Vater desselben ist der gleiche wie bei der Kreuzung des Rambouillet  $\times$  Zackel mit dem Karakul (192/16). An Stelle der dort erzielten Braunscheckung ist hier eine völlige Weißfärbung aufgetreten.

Die Gestalt war etwas vom Karakul beeinflusst, jedoch noch nicht wesentlich, was sich z. B. in der Schwanzbildung äußert.

17/16 hatte Stummelhörner, 37/19 und 163/20 sind hornlos. In jedem Falle war also die Hornlosigkeit bzw. Stummelhornigkeit des Karakuls dominant über die oben geschilderte Hornausbildung bei 17/13 und 15/14. Wir haben also die umgekehrten Verhältnisse wie bei der Kreuzung Electoral  $\times$  Zackel.

Im folgenden sei eine Tabelle der Lebendgewichte angefügt:

	Unmittelbar nach der Geburt	einjährig	zweijährig	dreijährig	vierjährig
17/16 ♀	9	70	87	90	87
37/19 ♀	9	65	90	—	—
163/20 ♀	10	68	—	—	—

Die Tiere zeigten also eine ziemlich gute Entwicklung.

Das Vließgewicht wird, wie folgt, angegeben:

	einjährig	zweijährig	dreijährig	vierjährig
17/16 ♀	2700	3090 + 750	1600 + 1000	1250
37/19 ♀	1350 + 1700	—	—	—

Die Vließgewichte sind derartig schwankend, daß man keine weiteren Schlüsse daraus ziehen kann.

Die Mutter Karakul  $\times$  Zackel-Electoral 17/16 wurde wieder mit dem hornlosen Karakulbock 20/14 angepaart. Nach 154tägiger Tragzeit fiel das 10 Pfd. schwere Zibbenlamm 71/19, das nach einem Jahre 60 Pfd. schwer war und zweijährig 82 Pfd. wiegt.

Als Lamm ist das Tier vollkommen schwarz, hat lange Hängeohren, der Schwanz ist an der Basis etwas verdickt, jedoch handelt es sich noch keineswegs um einen ausgesprochenen Karakulschwanz. Der Fellcharakter ist noch schlecht, die Locken sind noch nicht geschlossen. Auch in der zweiten Anpaarung mit dem Karakul ist der Karakultyp noch nicht vollkommen zum Durchbruch gekommen.

In weitem Umfange wurden die Zackelschafe zur Kreuzung mit Karakul benutzt.

Die Bastarde des Jahres 1905: 190/05 bis 195/05 stammten von den Originalzackeln und bis auf 193/05, das den kurzgehörnten Karakulbock 42 zum Vater hatte, stammten alle von dem gut gehörnten Karakul 30.

Von den Bastarden des Jahrganges 1908 stammten 190/08 ♂, 191/08 ♂, 193/08 ♀, 194/08 ♀ von dem gehörnten Karakul 30, >191/08 ♂, 194/08 ♀, >194/08 ♂ von dem Karakul 15/04 (gehört) und 192/08 ♂ von dem Karakulbock 44. Die Mütter waren die folgenden: 190 = (190/08), 191 = (191/08), 193 = (193/08), 195 = (195/08), 191/06 (>191/08), 192/06 (192/08), 194/06 (>194/08).

Von den Bastarden des Jahres 1909 hatten 190/09, >190/09, 191/09, >191/09, 193/09, 194/09, 195/09 den Karakulbock 21/06 zum Vater, während die beiden Zwillinge 192/09 und >192/09 den Karakulbock 30 zum Vater hatten. An der Zucht beteiligt sind bis auf '194 sämtliche Originalmütter und ferner die Mütter 190/06 (>190/09), 191/06 (>191/09), 194/06 (194/09). Die Lämmer der folgenden Jahrgänge stammen sämtlich von der Zackelmutter 195/13. Der Vater von 195/16 ist 1/14 (mit Hornstummeln), von 195/17 : 32 (gehört), von 195/18 : 33/14 (hornlos), von 61/19 : >20/11 (hornlos), von 191/20 : >256/17 (hornlos).

Soweit sich ermitteln ließ, betrug die Tragzeit 1905: 150 und 151 Tage, 1909: 146 (einmal), 147 (dreimal), 148 (dreimal) und 150 (einmal) Tage, 1916: 146, 1917: 153, 1918: 150 und 1919: 152 Tage.

Sämtliche Kreuzungsprodukte zeigten als Lämmer schwarze Färbung.

Da die Begutachtung der Felle von Karakul und Karakulkreuzungen erst in der neueren Zeit auf Veranlassung von Herrn Professor Dr. Frölich in eingehender Weise vorgenommen wird, so liegen Angaben aus den früheren Jahren nicht vor. Es sind aber in unserer Sammlung fünf Felle der Karakul-Zackelkreuzung älterer Jahrgänge vorhanden. Bei 190/04 und 190/05 ist eine Spiralrollung der Locke kaum angedeutet. Die ziemlich großen und unregelmäßigen Locken sind offen und beschreiben eine halbmondförmige Krümmung, die nicht flach auf der Haut liegen und deren Spitze nach oben gerichtet ist. Nur an vereinzelten Stellen kann eine stärkere Einrollung der Locke festgestellt werden. Neben dieser Ausbildung finden wir bei 190/07 und 191/07<sup>1)</sup> überwiegend Locken, die eine spiralige Windung in stärkerem Maße zeigen, aber etwas korkzieherartig ausgezogen sind. Die Spitzen sind also mehr oder weniger nach oben gerichtet. Nur vereinzelt finden wir geschlossene, typische Karakullocken mit nach unten gerichteter Spitze. Das Fell von 193/07 erinnert an das Jugendkleid des Zackels insofern, als die kleinen Locken korkzieherartig gewunden sind und von der Haut abstehen. Zwischen den Locken finden sich dann noch Haare, die keiner der Spiralen angehören, so daß die Bildung der Lockung etwas verwaschen wird. Die große Annäherung an den Zackel kommt hier auch in der kaum vorhandenen Verdickung des Schwanzes zum Ausdruck.

Bei den Bastarden 195/17 und 195/18 (Fig. 15) war der Karakulcharakter des Vließes noch sehr schlecht ausgeprägt, da die Locken noch offen und etwas korkzieherartig gerollt waren. Bei 191/20 war diese Ausbildung nur wenig besser. Bei 61/19 war die Annäherung an eine mäßige Karakullockung schon größer.



Fig. 15. Karakul  $\times$  Zackel 195/18 ♂.

<sup>1)</sup> Über die Karakul  $\times$  Zackelkreuzungen des Jahrgangs 1907 fehlen nähere Angaben.

Über den Habitus der Bastarde liegen auch erst aus den letzten Jahrgängen Angaben vor.

Die Gestalt hat mancherlei Ähnlichkeit mit dem Karakul. Die Tiere sind jedoch zum Teil etwas höher gestellt; der Kopf ist bei sämtlichen Bastarden nur wenig geramst und verhältnismäßig lang. Das Gesicht ist frei bis auf Hinterbacken und Stirnschopf. Die Ohren sind mittellang und stehen mehr oder weniger seitlich vom Kopfe ab. Der Schwanz ist lang und reicht bis unter das Sprunggelenk, an der Basis ist er nur wenig verdickt. Nur bei einem Tier war die Knickung des Schwanzes stark ausgeprägt, bei anderen dagegen nur mehr oder weniger angedeutet. Bei 195/18 ♂ findet sich in der Einzahl ein Glöckchen.

An Schädeln sind nur die der Tiere 191/05 (Fig. 14 a), 193/05 (Fig. 14 b), 194/05 und 195/05 vorhanden. Es handelt sich um gehämmelte Böcke von etwas mehr als einjährigem Alter. Die Schädel sind verhältnismäßig groß, drei sind ziemlich stark geramst, bei 194/05 dagegen bilden die Nasalia mit den Frontalia fast eine Ebene. Die Einschnürung der Tränenbeine tritt verhältnismäßig wenig hervor. Die vordere Stirnbeinfläche ist eben und kaum eingesenkt. Der Wulst zwischen den Stirnzapfen ist teils weniger, teils schärfer ausgebildet. Der hintere Teil der Frontalia-Ebene fällt steil gegen den vorderen Teil ab.

Sämtliche vier Schädel sind gehörnt. Bei 193/05 und 195/05 ist das Horn zunächst seitlich und nur wenig nach hinten gerichtet, dann dreht es sich nach oben. Während bei 193/05 das Horn fast gerade ist, ist es bei 195/05 anfänglich stärker gebogen und auch das Spitzenstück ist stärker nach oben abgelenkt. Bei 195/05 ist das Horn nur etwa in  $\frac{1}{4}$  Drehung um die eigene Achse gewunden, bei 193/05 dagegen in etwa  $\frac{1}{2}$  Drehung.

Ferner ist zu erwähnen, daß die Hörner bei 193/05 etwas mehr zunächst nach hinten gerichtet sind als bei 195/05; denn bei ersterem beträgt der Winkel, unter dem die Hörner divergieren,  $77^\circ$ , bei letzterem  $107^\circ$ .

191/05 und 194/05 schließen sich bezüglich des Divergenzwinkels der beiden Hörner bedeutend näher an 193/05 an und zwar beträgt der Winkel bei 191/05  $79^\circ$ , bei 194/05  $73^\circ$ .

Bei 191/05 und 194/05 ist der Verlauf der Hörner ein ähnlicher wie bei den beiden vorherigen, nur sind sie etwas weiter nach unten (am meisten bei 191/05) und auch weiter nach hinten gerichtet (am

meisten bei 194/05). Die Aufbiegung des spitzen Endes nach oben ist bei beiden und besonders bei 191/05 kaum ausgeprägt, so daß die Hörner gerader sind. Bei letzterem Tier führt das Horn fast  $\frac{1}{4}$  und bei 194/05 fast  $\frac{1}{2}$  Drehung aus. Infolge der geringen Ausprägung der Stirnfläche haben die Hörner der vier erwähnten Tiere einen fast spindelförmigen Querschnitt. Die untere Kante ist gegen die hintere Fläche leistenartig abgesetzt. Auf dieser Fläche tritt ferner ein Längswulst nahe der Leiste hervor, im übrigen ist sie ausgehöhlt. Die Querrippen folgen ziemlich eng aufeinander (0,4—1 cm). Die Spitzen sind fast glatt. Nach der Spitze des Hornes zu tritt eine starke Abflachung desselben ein.

Über die Dimensionen der Hörner gibt folgende Tabelle Aufschluß.

	Länge des Hornes von der Basis der Stirn- kante bis zur Spitze	Länge der ge- drehten hinteren Stirnkante	Abstand der Hornspitzen voneinander	Abstand der Hörner an der Basis	Umfang der Hörner an der Basis
193/05	19,5	27,5	38,5	2,3	13,5
195/05	17,5	26,0	35,5	3,4	13,0
191/05	19,0	24,0	40,0	2,6	13,0
194/05	20,5	26,0	41,0	1,8	13,3

Aus den Messungen geht hervor, daß 194/05 die geradesten Hörner hat, während bei 193/05 die größte Torsion vorliegen muß, trotzdem die Länge des gedrehten Hornes in allen Fällen mit Ausnahme von 191/05, welches hierin die kleinste Zahl aufweist, die gleiche ist. Der Umfang der Hörner stimmt bei allen fast überein. Der Abstand der Hörner an der Basis variiert zwischen 1.8 und 3,4 cm. Die Hornfarbe ist ein dunkles Schwarzbraun.

Über die Hörner einiger Bastarde derselben Art geben einige Photographien Aufschluß, beziehungsweise sind sie nach den noch lebenden Tieren beschrieben.

Nach einer Photographie zu urteilen, hat die Mutter 195/16 im Alter von drei Jahren ein nicht sehr stark entwickeltes und verhältnismäßig kurzes, halbmondförmig gebogenes Horn, welches etwas vom Kopf absteht und nach unten abnorm seitlich gerichtet ist. Die Spitze desselben beschreibt nur eine schwache Drehung nach vorn. Die Rippen sind undeutlich ausgeprägt. 195/17 hatte mit 14 Tagen schon deutliche

Hornansätze. Da der Bock jung verkauft wurde, läßt sich über deren Entwicklung nichts sagen.

Bei 195/18 stehen die Hörner stark seitlich und kaum nach hinten und oben. Sie sind 38,5 cm lang, nicht ganz gerade, da die erste halbmondförmige Windung aus der Drehungsachse etwas nach hinten vorspringt. Das Horn beschreibt etwa  $\frac{3}{4}$  Kreisumdrehung. Die hintere Kante mißt in der Flexur 47 cm. Der Abstand an der Basis beträgt 1 cm, während die Spitzen 64,7 cm entfernt sind. Die Hörner sind undeutlich dreikantig, da die Stirnkante stark abgeflacht ist. Die untere Kante des Hornes ist leistenartig verdickt. Oberhalb derselben erstreckt sich in der Längsrichtung ein Wulst, im übrigen ist die hintere Fläche schwach ausgehöhlt. Der Umfang an der Basis der Hörner beträgt 19,5 cm. Die Querrippen folgen sich ziemlich dicht aufeinander, vor allem an den drei Drehpunkten. Gegen die Spitze werden sie undeutlich und verschwinden schließlich ganz. Die Färbung der Hörner ist schwärzlich.

Bei 61/19 ist das Horn kurz, in schwachem Bogen nach hinten und ein wenig nach außen gerichtet, nicht gedreht und hat spindelförmigen Querschnitt. Die Querrippung ist undeutlich. 191/20 ist gehört.

Soweit feststellbar, waren alle Bastarde gehörnt, gleichgültig ob der Vater gehörnt oder ungehörnt war. Die  $F_1$ -Generation zeigte also Dominanz der Hornbildung.

Was die Form der Hörner anbetrifft, so haben wir hier Formen, die sich sehr weit dem Zackel nähern (195/18), andererseits solche, die stark zum Karakul hinneigen (195/16 und 195/17); zwischen diesen stehen Formen, die man als intermediär bezeichnen kann (Jahrgang 1905). Die beiden Väter des Jahrgangs 1905 (42 und 30) hatten ein nach hinten und dann nach unten gekrümmtes, wenig geripptes Horn. Das Horn war bei 30 noch etwas länger als bei 42. Wir haben es hier also mit einer weitgehenden Variabilität der Heterozygoten zu tun. Das Karakulhorn ist auch durch hornlose Väter auf die Bastarde vererbt worden.

Bezüglich der Farbenvererbung lassen sich genaue Angaben nicht machen, da nur über die in den letzten Jahren gezogenen Bastarde, die also sämtlich von der Mutter 195/13 abstammen, genauere Angaben vorliegen. Bei diesen zuletzt genannten Bastarden sind beide Eltern und ihre Nachkommen schwarz gefärbt.

Was die Schwanzbildung anbelangt, so ist, soweit Angaben vorliegen, festzustellen, daß der Schwanz lang ist und bis unter das Sprung-

gelenk herabreicht. Nur durch die an der Basis vorhandene geringe Verbreiterung sowie eine mehr oder weniger ausgeprägte schwache Knickung desselben zeigen sich die Einflüsse des Karakuls.

Die Variabilität der Heterozygoten kann man vielleicht darauf zurückführen, daß schon die Individuen ein und derselben Rasse ihre Eigenschaften in verschieden starkem Maße vererben. Dieses tritt ja wiederholt bei den Paarungen von Haustieren in Erscheinung (Individualpotenz der älteren Tierzüchter).

Die Körpergewichte der Karakul- × Zackel-Kreuzungen sind in folgender Tabelle zusammengestellt:

	Körpergewicht in Pfund					
	unmittelbar nach der Geburt	im ersten Jahr	ein Jahr alt	zweijährig	dreijährig	vierjährig
190/05 bis						
195/05 ○	7—9	—	—	—	—	—
> 191/08 ♂	—	28	—	—	—	—
192/08 ♂	—	46	—	—	—	—
> 194/08 ♂	—	36	—	—	—	—
193/09 ♂	—	57	70	—	—	—
> 191/09 ♂	12	38	52	—	—	—
195/18 ♂	9	67	65	67	92	—
191/20 ♂	—	35	68	—	—	—
190/08 ○	—	45	—	—	—	—
191/08 ○	—	50	—	—	—	—
193/08 ○	—	59	91	75	84	109
194/08 ○	—	46	88	72	75	83
195/08 ○	—	41	61	52	—	—
190/09 ○	9	35	41	—	—	—
> 190/09 ○	—	33	34	—	—	—
191/09 ○	—	40	54	70	—	—
192/09 ○	5	40	39	—	—	—
> 192/09 ○	5	40	40	—	—	—
194/09 ○	8	39	47	—	—	—
195/09 ○	—	44	46	56	—	—
195/16 ○	9	65	80	81	93	79
61/19 ○	7	60	60	—	—	—

Aus den Zahlen ist ersichtlich, daß die Entwicklung der Bastarde relativ langsamer wie bei den beiden Eltern erfolgt. Was das Karakul anbetrifft, so ist dieses im allgemeinen etwas schwerer als das Zackelschaf. Es erreicht im weiblichen Geschlecht ein Gewicht bis etwa

120 Pfd., im männlichen Geschlecht in der Regel 140 Pfd. Es tritt also auch beim Karakul ein Unterschied in den Geschlechtern hervor. Die Entwicklung vollzieht sich nur langsam. Was die Entwicklung der einzelnen Geschlechter bei den Bastarden anbelangt, so treten keine scharfen Unterschiede auf. Im Laufe des ersten Jahres weist ein Teil der Böcke das größte, andere dagegen das geringste Gewicht auf. Am Ende des ersten Jahres hat ein Teil der Mütter das Gewicht der Böcke erreicht und dieses sogar noch bedeutend überholt. Worauf diese Erscheinung zurückzuführen ist, läßt sich nicht sagen, da beim Zackel



Fig. 16. Karakul  $\times$  Karakul-Zackel  
> 195/18 ♀ (Entfernung 2 m).

wie auch beim Karakul die einzelnen Geschlechter im Gewicht differieren; und zwar zeigt der Bock das höhere Gewicht.

Die Schurergebnisse schwanken bei gleichem Alter der Tiere von nicht ganz 1 Pfd. bis fast 8 Pfd. Unterschiede im Geschlecht treten nicht hervor. Im übrigen sind die Ergebnisse derart unregelmäßig, daß sie sich zu keiner theoretischen Auswertung verwenden lassen.

Die  $F_1$ -Generation der Zackelkreuzung wurde nun mit der väterlichen Rasse zurückgekreuzt.

Die erste Kreuzung dieser Art wurde ausgeführt zwischen 194/08 und dem Karakul 44. Hieraus stammt das Zibbenlamm 194/11, sowie zwischen dem „Leipziger“ Karakul und der gleichen Mutter (194/12). Weiter wurde 195/16 benutzt, die mit dem Karakul 33/14 das Zibbenlamm > 195/18 (Fig. 16), mit dem Bock 1/14 das Bocklamm 79/19 und mit dem Karakulbock 20/14 das Zibbenlamm 164/20 zeugte. Die Väter der drei letztgenannten Kreuzungen waren bis auf 1/14, der Hornstummeln aufwies, hornlos. Die Tragzeit betrug, soweit ermittelt, 151, 145 und 151 Tage.

Über die Entwicklung der Lämmer bestehen auch wieder nur aus den letzten Jahren genauere Angaben. Bei 79/19 und > 195/18 (Fig 16) tritt der Karakultyp schon stärker hervor. Sie hatten den ziemlich



breiten Fettschwanz, der den für das Karakul typischen Knick aufweist. Im Vließcharakter waren sie noch recht mäßig. Die Tiere dieser Kreuzung von 195/16 hatten ein festes, kurzes Haar und eine offene, nicht gerollte Locke.

Bezüglich des Vließcharakters des Lammes 194/11 ist hervorzuheben, daß dieses schon im Vergleich zu den reinen Karakuls eine verhältnismäßig gute Ausbildung nach Lockung und Glanz aufwies. Auch erwachsen zeigt das Tier einen sehr starken Karakultyp.

164/20 weist gegenüber den bis jetzt erwähnten insofern eine Abweichung auf, als der Schwanz verhältnismäßig lang ist, bis zum Sprunggelenk reicht und an der Basis nur eine mäßige Verdickung zeigt. Die Ausbildung des Fettschwanzes tritt in noch geringerem Maße bei 194/11 in Erscheinung, wo der Schwanz an der Basis zwar mäßig verbreitert ist, das letzte Ende aber, ohne einen Knick aufzuweisen, noch sehr lang herabhängt und bis unter das Sprunggelenk reicht.

Aus dem Angeführten geht hervor, daß bei der Rückkreuzung mit dem Karakul, was die Gestalt anbelangt, eine stärkere Annäherung an den Karakultyp als bei der F<sub>1</sub>-Generation erreicht wird. In



Fig. 17. Karakul  $\times$  Karakul-Zackel 79/19  $\sigma$   
(Entfernung 2 m).

der Ausbildung des Schwanzes treten Formen auf, die sich einerseits nur wenig von dem Karakul unterscheiden, andererseits solche, die sich der Form der heterozygoten F<sub>1</sub>-Tiere nähern.

Die Farbe sämtlicher Bastarde als Lämmer ist schwarz bis auf 79/19 (Fig. 17), welcher breite, weiße Ringe an den Hinterbeinen aufweist; außerdem ist hier die Schwanzspitze weiß.

Diese Erscheinung findet eine Parallele in den weißen Abzeichen an den Füßen bei Bison-Angusrindkreuzungen. Ein solcher Fall wurde in einer Herde von 60 Stück einmal beobachtet und trat dort zusammen auf mit einem weißen Sternchen auf der Stirn (J. v. Nathusius).

Adametz deutet diese weißen Abzeichen, wie z. B. auch die weißen Hinterfesseln beim Pferde als Domestikationszeichen. Er weist auf die nahen Wechselbeziehungen innerer Eigenschaften zu der Farbe des Haarkleides hin. Diese weißen Abzeichen treten vor allem und zuerst an den peripheren Teilen des Körpers auf, die sich durch einen weniger lebhaften Stoffwechsel der Haut auszeichnen. Adametz sucht zu zeigen, daß die Haut dieser pigmentfreien Stellen physiologisch minderwertig ist. Haecker erklärt diese physiologische Schwächung speziell bei Kreuzungen als Folge einer durch die Bastardierung herbeigeführten geringfügigen Erschütterung der Plasmakonstitution.



Fig. 18. Karakul 277/21 (Entfernung 2 m).

Dafür, daß solche weiße Abzeichen nicht nur bei Kreuzungen auftreten, sprechen gelegentlich auch bei Reinzucht vorkommende pigmentfreie Flecken, die, wie auch Zorn vermutet, vielleicht auf Inzucht zurückzuführen sind.

Aus unserer Karakulzucht können wir einige Beispiele anführen. Nicht zu selten findet man eine weiße Schwanzspitze. Bei 106 ♀ traten starke weiße Abzeichen an den Hinter-

beinen, der rechten Keule, Schwanzwurzel, Fettpolster und Schwanz auf. Dieses Tier war auf 20/06 in der dritten Ahnenreihe ingezüchtet.

Fast genau dieselben Abzeichen wie bei Karakul  $\times$  Karakul-Zackel 79/19 (Fig. 17) traten bei 277/21 auf in Gestalt von breiten, weißen Ringen an den Hinterbeinen (Fig. 18). Dieses Tier ist ingezüchtet auf 261 (in der III. AR), auf 1 (in der V.—VI., VI. AR), auf 1/01 (in der V.—V. AR), auf 30 (in der V.—IV. AR), auf  $> 2/00$  (in der V.—V. AR) und auf 263 (in der III. AR) (vergl. Fig. 19).

Für die Erklärung dieser Erscheinung könnte man zwei Möglichkeiten heranziehen. Bei der in unserem Fall bewußt extrem getriebenen Inzucht könnte durch diese eine gewisse Erschütterung der Plasmakonstitution erfolgt sein und als äußerer Ausdruck derselben wären

277/21

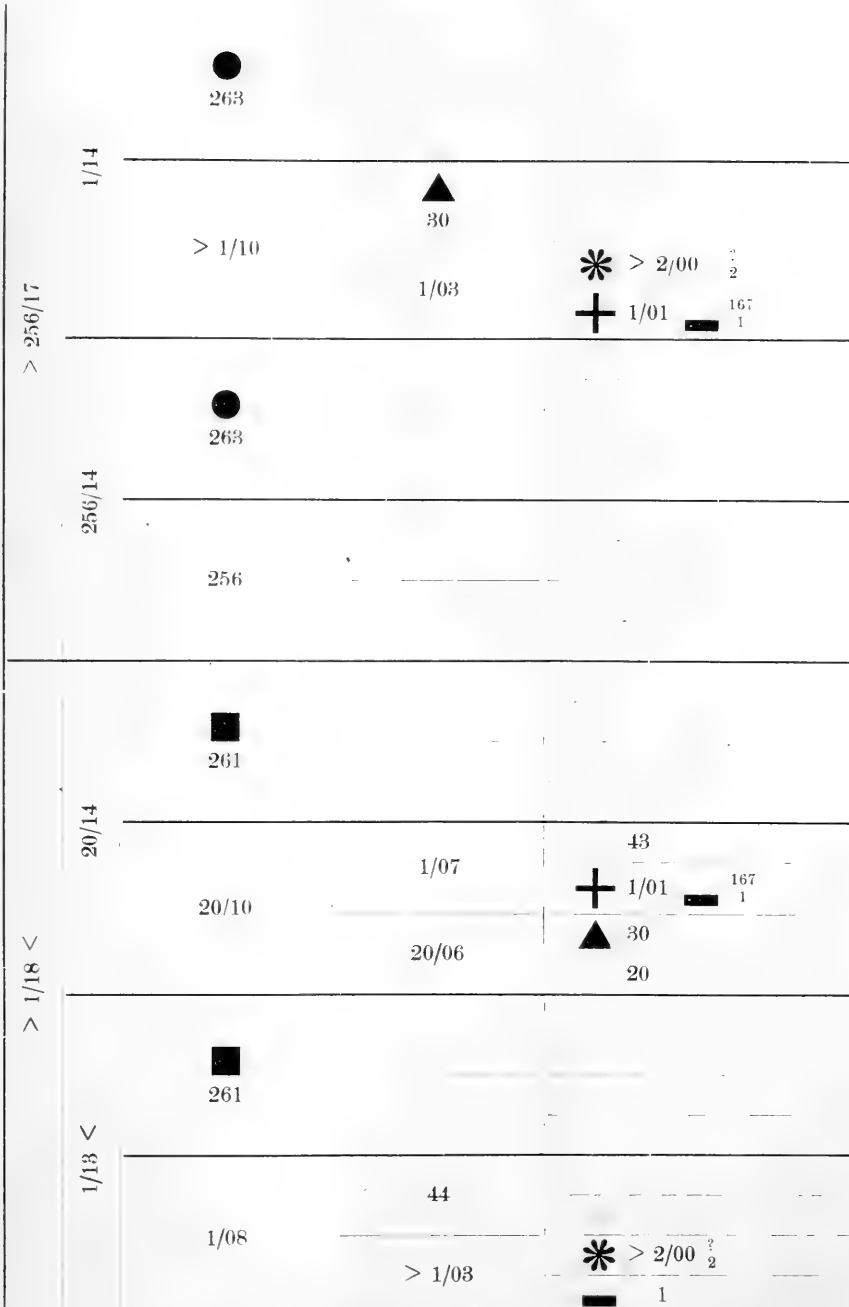


Fig. 19. Ahnentafel von Karakul 277/21.

1, 2, 20, 30, 43, 44, 167, 256, 261 und 253 Importtiere aus Buchara.

dann die weißen Abzeichen anzusehen, die als Neuerscheinungen zu betrachten wären.

Andererseits könnte man vermuten, daß durch die starke Inzucht ein Anreiz ausgeübt wird, durch den latente Anlagen früherer Generationen wieder manifest werden. Soweit sich aus unseren Aufzeichnungen ermitteln ließ, trat eine solche Weißzeichnung in der Aszendenz nicht hervor. Es ist jedoch zu erwähnen, daß gelegentlich weiße Abzeichen bei den Originalimporttieren aus Buchara vorkamen, die möglicherweise auf Kreuzung zurückzuführen sind. Die Verwandtschaft mit derartig gezeichneten Tieren in der uns naturgemäß nicht bekannten Aszendenz der oben erwähnten Importtiere erscheint daher nicht ausgeschlossen. Für die Wahrscheinlichkeit der letzten Erklärung spricht auch, daß der Vater und Großvater des auffallend gleichgezeichneten Karakul  $\times$  Karakul-Zackels 79/19 der auch in der Aszendenz des weißgeringsten Karakuls 277/21 vertretene Karakulbock 1/14 ist (vergl. Fig. 20). Möglicherweise hat man in diesem den Träger der Weißzeichnung zu suchen, welche bei Inzucht zum Vorschein kommt. So ist ja auch 79/19 in der II.—I. Ahnenreihe auf 1/14 ingezüchtet. Daß tatsächlich solche Weißzeichnung auf Einkreuzung von weißen Tieren zurückzuführen ist, zeigt eine bei Karakul 20/16 < in Gestalt eines schmalen weißen Halbringes am linken Hinterbein, einer weißen Schwanzspitze und weißer Flecke auf dem Kopfe und der rechten Seite auftretende Zeichnung. Hier war die Großmutter väterlicherseits weiß, während bei der übrigen Aszendenz, ebenso wenig wie bei ihrem direkten Nachkommen Weißzeichnung nachzuweisen war. Liegt die Weißzeichnung in der Aszendenz länger zurück, so ist vermutlich erst ein Anreiz notwendig, der erst durch die Inzucht gegeben wird. In diesem Falle würde also die Inzucht gestatten, die in der Aszendenz schon weiter zurückliegenden Anlagen zu ermitteln.

Bezüglich der Hornvererbung lassen sich Angaben nur bei 164/20 machen. Das Tier ist hornlos. Während in der F<sub>1</sub>-Generation sämtliche Tiere gehörnt waren, selbst die, welche aus der Paarung mit einem hornlosen Karakulbock entstammten, liegt hier also ein Fall vor, wo die Hornlosigkeit des Vaters gegenüber der Hornausbildung des Bastardes dominiert. Leider ist über die anderen Tiere nichts zu ermitteln, doch scheint der Photographie nach 194/11 hornlos oder höchstens stummelhörnig gewesen zu sein,

Auch über die Lebend- und Schurgewichte finden sich nur wenig Zahlen. Die Lämmer waren bei der Geburt 8—10 Pfd. schwer. 164/20

79/19

79/19	1/14 ■	263		
		30		
		> 1/10		
		1/03	2/00	?
195/16	1/14 Karakul ■	263		
		> 1/10	30	
		1/03	> 2/00	2
			1/01	167 1
195 Zackel	195 Zackel			

Fig. 20. Ahnentafel von Karakul und Karakul-Zackel 79/19.

hatte als Jährling ein Gewicht von 62 Pfd. erreicht. 194/11 war ein Jahr alt 80 Pfd. schwer und schor 1000 + 1100 g Wolle, zweijährig wog er 82 Pfd. und das Vließgewicht betrug 1000 g. Wird nun der mit dem Karakul gekreuzte F<sub>1</sub>-Bastard weiterhin mit Karakuls in fortgesetzter Anpaarung zurückgekreuzt, so weisen die Verdrängungskreuzungen in steigendem Maße den Karakulcharakter auf. Die Ausbildung des Fettschwanzes und vor allem die Lockenbildung und der Glanz des Lammes verbessert sich mehr und mehr; jedoch ist es nicht gleichgültig, was für ein Bock zu der Paarung benutzt wird, da sich weitgehende individuelle Unterschiede insofern herausgestellt haben, als die Übertragung der typischen Eigenschaften bald in stärkerem, bald in schwächerem Maße erfolgt.

#### 4. Die Wolle der Zackelschafe und ihrer Bastarde.

Ist man vor die Aufgabe gestellt, die Wollqualität eines Schafes zu beurteilen, so kann man einerseits subjektiv durch das Gefühl oder nach dem Augenmaß die Feinheit, physikalischen Eigenschaften und das Rendement schätzen oder andererseits durch Messung mit Hilfe geeigneter Instrumente diese Eigenschaften bestimmen. Wenn es auch einzelne Personen infolge langer Praxis in der subjektiven Beurteilung einer Wolle zu großer Vollkommenheit gebracht haben, so sind sie jedoch nicht unfehlbar, da hierbei vielfach auch Gefühlsmomente unbeabsichtigt eine große Rolle spielen. Die subjektive Methode ist außerdem nur möglich bei fortgesetzter Übung und gewisser Veranlagung. Infolgedessen hat nur die auf Messung beruhende Bonitierung den Wert absoluter Objektivität. Diese ist jedoch nicht nur für züchterische, sondern vor allem auch für wissenschaftliche Vererbungsstudien notwendig. Neben den physikalischen Eigenschaften und dem Rendement spielt die Feinheit der Wolle eine wichtige Rolle. Die metrische Bestimmung der Feinheit geschieht mit Hilfe des Mikroskops.

Da die Haarfeinheit und Zusammensetzung der Wolle in verschiedener Höhe des Stapels eine verschiedene ist, so müßte man eine Wollprobe in den verschiedenen Höhen des Stapels messen. Mit Hilfe der Messung will man einen Vergleich zwischen den Wollproben der verschiedenen Körperstellen ein und desselben Tieres oder eines anderen erhalten. Dafür genügt aber schließlich, wenn man die verschiedenen Wollproben immer in derselben Höhe und derselben Weise mißt. Da nun die Grannenhaare bei Mischwollen die Unterwolle bedeutend überragen, so empfiehlt sich zu Vergleichszwecken die Messung an der Basis.

Um über die Ausgeglichenheit der Wolle eines Tieres Auskunft zu erhalten, müßte man die verschiedenen Körperstellen bezüglich ihrer Feinheit untersuchen. Zum Vergleich mit anderen Individuen oder Rassen ist vielfach die Untersuchung der Wollprobe ein und derselben Körperstelle z. B. am Blatt ausreichend. Man hat sich nun sehr oft mit der Entnahme lediglich der Blattprobe begnügt, so geschah dieses auch bei den Schuren früherer Jahre im Haustiergarten. Um den Vergleich mit diesen durchführen zu können, beschränkten wir uns auch auf die Untersuchung der Wollproben am Blatt bei den Tieren der späteren Zucht.

Neben der Verschiedenartigkeit des Querschnittes in verschiedener Höhe des Haares mußte bei den Messungen noch berücksichtigt werden, daß der Querschnitt nicht vollkommen kreisrund, sondern vor allem bei den Grannenhaaren mehr oder weniger oval ist. Nun ist das Messen mit dem Julius Kühn-Bohmschen Wollmesser, mit dessen Hilfe man die verschiedenen Querdurchmesser eines Haares messen kann, ziemlich umständlich und zeitraubend; man mißt daher die Haare, die eine große Abplattung aufweisen, ohne Berücksichtigung ihres verschiedenartigen Durchmessers. Der daraus entstehende Fehler wird zum Teil dadurch herabgemindert, daß die Haare zum größten Teile bei der mikroskopischen Untersuchung mit ihrer flachen Seite infolge des Deckgläschendruckes aufliegen. So mißt man also im allgemeinen den größten Durchmesser. Da der Fehler bei allen Messungen vorkommt, stört er den Vergleich nur unwesentlich.

Zur Untersuchung schnitten wir von einer entfetteten Probe von dem Stapelende möglichst kurz eine Portion Haare ob. Diese wurden dann auf den Objektträger in Glyzerin verteilt und das Deckglas fest darauf gelegt. Unter dem Mikroskop wurden nun 100 Haare gemessen, ohne daß eine Auswahl getroffen wurde.

Verschiedene Autoren begnügten sich vielfach mit der Messung einer sehr geringen Anzahl Haare. In solchem Falle kann eine einzige Messung den Durchschnittswert weitgehend beeinflussen. So kann z. B. durch einen vereinzelt hohen Wert die Durchschnittszahl derartig erhöht werden, daß sie ein ganz falsches Bild der Probe ergibt.

Dann ging man weiter, indem man neben dem Mittel noch den größten und geringsten Haarquerschnitt berücksichtigte und auf diese Weise von der Ausgeglichenheit im Strähnchen ein gewisses Bild erhielt.

In neuerer Zeit errechnet Völtz außer den erwähnten Werten noch die Differenz in Prozenten des dicksten Haares. Hiermit wird erreicht, daß die Differenz des dicksten und des dünnsten Haares auf

eine Norm reduziert wird. Der hohe oder niedere Wert soll direkt ein Bild der Ausgeglichenheit im Strähnchen ergeben.

Dieses Verfahren gibt uns aber lediglich Aufschluß über die relative Variationsbreite. Durch diese Methode werden jedoch zwei Wollen gleichgestellt, von denen die eine eine ziemlich gleiche Verteilung der Haare bezüglich ihrer Feinheit zwischen den Variationsgrenzen zeigt, während bei einer anderen der größte Teil der Haare sich auf eine enge Breite verteilt und nur vereinzelte diese nach der einen oder anderen Seite überschreiten. Während also die Zusammensetzung und infolgedessen auch die technische Verwertungsmöglichkeit eine verschiedene ist, werden sie doch nach dieser Methode gleichgestellt.

Die Errechnung eines Mittelwertes ist nur so lange berechtigt, als die Werte für die Haardicke sich gleichmäßig um diesen gruppieren, solange also bei graphischer Aufzeichnung der Werte eine eingipflige Galtonsche Kurve resultiert. Liegt aber eine zwei- oder mehrgipflige Kurve vor, so gibt der errechnete Mittelwert ein falsches Bild von der Verteilung der Werte. Er kann z. B. gerade dort liegen, wo zwischen zwei Maxima der Kurve ein Minimum liegt.

Auf eine Zwei- oder Mehrgipfligkeit kann man schon theoretisch bezüglich der Feinheit bei Mischwollen schließen, bei denen ein grobes Grannenhaar und ein feines Wollhaar vorhanden ist. Bei diesen ist also die Feststellung des einfachen Mittelwertes wertlos.

Auch die Berechnung der mittleren Abweichung vom Mittel, wie sie Holdefleiß vorschlägt, kann uns bei Mischwollen nicht weiter führen, da die Berechnung einer wahrscheinlichen Abweichung oder des wahrscheinlichen Fehlers gleichfalls zur Voraussetzung die Vorstellung einer idealen oder annähernd idealen Verteilung um den Mittelwert hat.

Diese Schwierigkeit bei der Beurteilung von Mischwollen suchte man dadurch zu umgehen, daß man versuchte, die Grannen- von den Wollhaaren zu trennen (Güldenpfennig, v. Rodiczky u. a.). Diese Methode setzt aber voraus, daß entweder charakteristische Unterscheidungsmerkmale vorhanden sind oder daß man beim Fehlen derselben eine bestimmte Längen- und Querschnittsgröße vereinbart hat, bis zu welcher die Unterwolle und oberhalb derselben die Grannenhaare zu rechnen sind.

Güldenpfennig setzt Unterschiede zwischen Grannen- und Wollhaaren voraus, da er sie gar nicht diskutiert. Was die Feinheit anbelangt, so lassen sich auf Grund der Untersuchungen des genannten



Verfassers keinerlei scharfen Unterschiede feststellen. So gibt er z. B. für das Zackelschaf (Blattprobe) als größten Durchmesser des Oberhaares  $107,1 \mu$  und als kleinsten  $45,22 \mu$ , als größten Durchmesser des Unterhaares  $48,77 \mu$  und als kleinsten  $16,66 \mu$  an. Schon hieraus ist also ersichtlich, daß die Grenzen ineinander übergehen. Auch die Unterscheidung der Grannen- und Wollhaare auf Grund ihrer Länge ist keine bestimmte, da auch hier dieselben Übergänge zu beobachten sind. Man kann nur feststellen, daß mit zunehmender Stärke des Haares in der Regel auch die Länge zunimmt. Doch finden sich auch dünne Haare, die eine beträchtliche Länge erlangen, wegen ihrer Kräuselung jedoch nicht bis in die Stapelspitze reichen. Die beigegefügte Kurve (Fig. 21) zeigt, daß auch bezüglich der Länge keinerlei scharfen Unterschiede zwischen Grannen- und Wollhaaren bestehen. Die Kurve steigt steil an und erreicht bei 3 cm Haarlänge ein kleines und bei 6 cm das Hauptmaximum; der Abfall auf 8 cm erfolgt noch steiler als der Anstieg. Die Kurve bleibt dann bis 12 cm ziemlich auf gleicher Höhe. Aus ihrem Verlauf geht also hervor, daß bezüglich der Länge der Haare ein Übergang von kürzeren zu längeren, von 1—12 cm besteht, wenn auch die kürzeren Haare (3—7 cm Länge) verhältnismäßig am zahlreichsten sind.

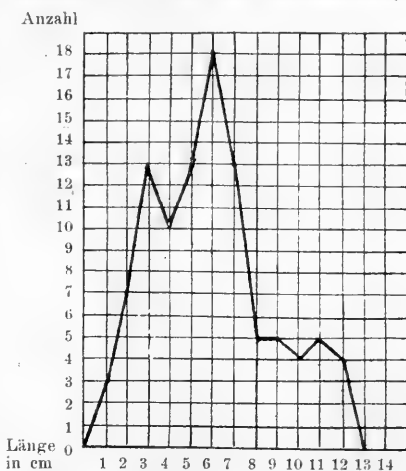


Fig. 21. Kurve der Haarlänge von Zackel 195/13 ♀.

Auch eine scharfe Unterscheidung auf Grund der Struktur der Haare ist nicht möglich. Was z. B. den Gehalt an Marksubstanz anbetrifft, so ist das Unterhaar nach Bohm fast immer markfrei, das Grannenhaar bald markhaltig, bald markfrei. Die Grannenhaare werden als mehr oder weniger gewellt bezeichnet, im Gegensatz zu den gekräuselten Flaumhaaren. Es sind dieses jedoch Unterschiede, die ineinander übergehen. So kann z. B. die Ausbildung der Kräuselung vollkommen fehlen bei der Ausbildung des Krepps.

Ein Auszählen von Grannen- und Wollhaaren kann aus den erwähnten Gründen nur subjektiv sein: was der eine als Wollhaar noch ansieht, kann der andere noch zu den Grannenhaaren rechnen. Infolgedessen ist auch die Bestimmung des Mittelwertes des Oberhaares einer-

seits und des Unterhaares andererseits subjektiv beeinflußt und hat für einen objektiven Vergleich verhältnismäßig geringen Wert.

Dasselbe trifft auch für die Ermittlung der Zusammensetzung nach Anzahl- oder Gewichtsprozenten zu. Die Darstellung einer Wolle nach ihrer Feinheit kann also nicht, wie wir oben sahen, durch den Mittelwert ausgedrückt werden, ferner ist auch nicht die Angabe des Maximums und Minimums ausreichend und ebensowenig läßt sich eine scharfe Trennung von Grannen- und Wollhaaren durchführen. Zur Darstellung der wirklichen Verhältnisse kann nur die Zerlegung in bestimmte Feinheitsgruppen und die graphische Darstellung in Gestalt einer Kurve führen. Dieses setzt jedoch die Messung einer größeren Anzahl von Haaren voraus. Wir sind der Ansicht, daß für diese Darstellung die Messung von 100 Haaren notwendig ist. Wir haben die Kurven derart konstruiert, daß auf der Abszisse die verschiedenen Haardicken und auf der Ordinate die Zahl der für einen bestimmten Durchmesser ermittelten Haare eingetragen wurden. Die Verbindungslinie der Punkte ergibt dann die Kurve.

Wolle der Zackelschafe der älteren Zucht. Wenden wir uns nun der Betrachtung der Wollen der älteren Zackelzucht zu. Da die bei uns gezogenen Höhen- und Niederungszackel bezüglich ihres Wollkleides keine wesentlichen Unterschiede aufweisen, was schon Bohm betont, so können wir sie in der folgenden Betrachtung zusammenfassen. Die Stapellänge beträgt 21—30 cm. Die Wolle ist bei sämtlichen Tieren weiß. Sie besteht teils aus markhaltigen, teils aus Haaren mit Resten von Markkanal und teils aus markfreien Haaren. Was nun den Gehalt der Wolle an markhaltigen Haaren anbelangt, so zeigt sich nur insofern ein gewisser Unterschied, als bei den Höhenzackeln die Zahl der markhaltigen Haare zurücktritt. Die dickeren Haare sind überwiegend markhaltig oder weisen wenigstens Reste von Markzellen auf. So wiesen die untersuchten Proben der Höhenzackel 28, 26, 29, 30 und 27 5, 6, 8, 9 und 16% Haare mit Markzellen auf, während die Proben der Niederungszackel 36, 46, 37, 38, 40 und 39 8, 12, 23, 23, 25 und 52% markhaltige Haare aufwiesen. Eine scharfe Grenze ist also nicht festzustellen, Immerhin besteht eine gewisse Gruppierung derart, daß den Höhenzackeln mehr markfreie, den Niederungszackeln mehr markhaltige Haare zukommen. Da die Anwesenheit des Markkanals für die physikalische Beschaffenheit eines Haares von großer Bedeutung ist, so kann eine verschiedene Zusammensetzung der Haare mit Bezug auf ihren Markkanal für die Verarbeitung bedeutsam sein.

Betrachten wir nun die Kurven der Haardicke für die Wolle der Höhen- und Niedrigszackel, so ergibt sich zunächst, daß die Variationsbreite der Haardicke eine sehr weite ist. So finden wir als die geringste Haardicke  $9,6 \mu$  und die größte  $132 \mu$ . Die Differenz beträgt daraus nach der Völtzschens Methode 91%. Die Variationsbreite ergibt sich aus beifolgender Tabelle:

Nr. des Tieres	Variationsbreite in $\mu$	Variationsbreite in %
26	14,4—64,8	78
27/5	14,4—96,0	85
28	14,4—86,4	83
29	12,0—91,2	88
30	12,0—96,0	88
36	14,4—79,2	82
37	9,6—98,4	90
38/68	14,4—103,2	86
39	16,8—132,0	87
40	14,4—96,0	85
46	16,8—98,4	88

Es handelt sich also um eine sehr große Unausgeglichenheit der Wolle, da hier die feinsten und die gröbsten Haare miteinander gemischt sind.

Wie wenig genau uns bei einer Mischwolle die Angabe des Mittelwertes über die wirkliche Zusammensetzung derselben informiert, dafür sei folgendes Beispiel angeführt.

Bei dem Zackel 37 schwankt die Haardicke zwischen  $9,6$  und  $98,4 \mu$ . Das Mittel aus den gefundenen Haardicken würde  $17,47 \mu$  sein, ein Wert, dem eine Haarfeinheit von 5A entsprechen würde. Danach könnte man vermuten, daß um die errechnete Mittelzahl herum die häufigsten Werte gruppiert sind. Dieses ist nun keineswegs der Fall. Vielmehr liegt hier eine mehrgipflige Kure vor, deren höchster Wert durchaus nicht mit dem Mittelwert übereinstimmt. Die Kurve (Fig. 22) steigt von  $14,4 \mu$  steil zu ihrem höchsten Werte bei  $24 \mu$  an und fällt ganz allmählich unter Bildung verschiedener kleiner Gipfel auf  $60 \mu$ , steigt dann noch etwas an und fällt schließlich wieder, einige kleine Gipfel bildend, auf  $91,2 \mu$ . Außerhalb der Kurve liegt bei  $9,6$  und  $98,4 \mu$  ein einzelner Wert. Auch aus dieser Kurve ist besonders gut ersichtlich, daß ein scharfer Unterschied zwischen Grannen- und Woll-

haar bezüglich der Dicke keinesfalls bestehen kann, denn die Kurve fällt allmählich bis auf  $60\ \mu$ , um dann noch einmal anzusteigen: die feinen Haare weisen also bezüglich der Dicke kontinuierliche Übergänge zu den groben Haaren auf. Das Maximum der Kurve bei  $24\ \mu$  zeigt an, daß die feinen Haare verhältnismäßig zahlreich sind: es stimmt also, das sei nochmals hervorgehoben, keineswegs mit dem obig genannten Mittelwert überein.

Noch besser ist die Zusammensetzung einer Wolle festzustellen, wenn man die prozentuale Zusammensetzung der Wolle nach den verschiedenen Sortimenten<sup>1)</sup> errechnet. Zu diesem Zwecke braucht man bei der Kurve, die aus 100 Werten konstruiert ist, um z. B. den Gehalt an A-Sortiment zu bestimmen, nur die Zahl der Werte zusammen-

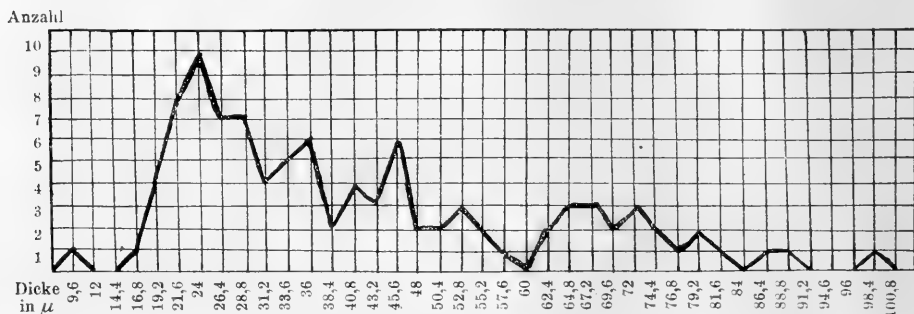


Fig. 22. Haardickenkurve von Niederungszackel 37.

zuzählen, die  $18\ \mu$  und weniger messen. Die erhaltene Zahl gibt dann direkt die % des A-Sortimentes und feiner an.

So besteht z. B. die erwähnte Probe 37 aus 31% A und feiner, 11% B, 11% C, 9% D, 16% E und 22% F. Der Vorteil dieser Heranziehung der Sortimente zur Charakteristik einer Mischwolles liegt darin, daß im Gegensatz zu der ganz unsicheren Scheidung zwischen Grannen- und Wollhaaren bei den Sortimenten fest vereinbarte Normen bestehen.

Vergleichen wir nun die Kurven für die Wollfeinheit und die errechnete Zusammensetzung nach den Sortimenten bei den Wollen der Höhen- und Niederungszackel. Hier finden wir folgende Verhältnisse.

<sup>1)</sup> Da die Sortimentfeinheit nicht ganz übereinstimmend angegeben wird, seien im folgenden die Kammwollsortimente, bei denen wir uns an Lehmann anschließen, angegeben: AAAAAA 18 und weniger  $\mu$ , AAAA 18–20  $\mu$ , AAA 20–22  $\mu$ , AA 22–24  $\mu$ , A<sub>1</sub> 24–25  $\mu$ , A<sub>2</sub> 25–26  $\mu$ , B<sub>1</sub> 26–28  $\mu$ , B<sub>2</sub> 28–30  $\mu$ , C 30–37  $\mu$ , D 37–45  $\mu$ , E 45–60  $\mu$ , F über 60  $\mu$ .

## Anteile der Sortimente in Prozenten:

Nr. des Zackels		A und feiner	B	C	D	E	F
Höhenzackel	26	54	14	15	7	9	1
	27	39	15	9	5	16	16
	28	61	6	6	12	8	7
	29	63	9	7	12	3	6
	30	55	10	10	14	8	3
Niederungs- zackel	36	26	12	12	17	7	26
	37	31	11	11	9	16	22
	38	27	12	15	13	10	23
	39	31	15	19	22	3	10
	40	50	11	8	4	8	19
	46	54	13	8	5	6	14

Aus der Tabelle geht hervor, daß bei den Höhenzackeln das A-Sortiment sehr stark überwiegt und das F-Sortiment zurücktritt. Das Umgekehrte beobachten wir bei den Niederungszackeln, wenn auch bei 40 und 46 das A-Sortiment mehr als die Hälfte der Haarmenge ähnlich wie bei den Höhenzackeln ausmacht.

Selbstverständlich hat diese Unterscheidung einzelner Sortimente in einer Mischwolle keine Bedeutung für die praktische Verwertung, da es nicht möglich ist, die einzelnen Feinheits-Sortimente zu trennen. Sie gibt uns aber die Möglichkeit an die Hand, die Zusammensetzung verschiedener Mischwollen und deren Ausgeglichenheit zu vergleichen. Immerhin ist auch für die praktische Verwertung soviel daraus zu ersehen, für welche Zwecke die Wolle geeigneter erscheint, denn nach von Rodiczky werden die Wollen, welche überwiegend ein feineres Haar haben, wie auch solche, die überwiegend ein gröberes Haar aufweisen, zu bestimmten Stoffen verwertet.

Gleichfalls hat diese Methode züchterisch insofern Bedeutung, als man die Zusammensetzung einer Wolle zahlenmäßig ausdrücken kann und demgemäß den Erfolg der züchterischen Maßnahmen kontrollieren kann.

Auch aus dem oben Angeführten geht hervor, daß von einer gleichmäßigen Verteilung der Sortimente innerhalb einer Mischwolle keineswegs die Rede sein kann in dem Sinne, daß sich diese um ein oder mehrere Maxima gruppieren. Vielmehr tritt auch hier wieder die Ungleichmäßigkeit der Verteilung hervor: noch sinnfälliger tritt dieses

bei der Vergleichung der Kurven für die Wollstärke in Erscheinung. Vergleicht man z. B. die beiden Kurven des Höhenzackels 29 (Fig. 23) und des Niederungszackels 37 (Fig. 22), so tritt bei dem ersteren das Überwiegen des feineren Haares in dem raschen Ansteigen und Abfallen der Kurve zu und von dem Maximum bei  $21,6 \mu$  hervor. Dann bildet sie bei  $36$  und  $40,8 \mu$  noch zwei kleine Gipfel und erreicht bei  $50,4 \mu$  den Nullpunkt. Jenseits dieser Grenze treten Haare nur noch vereinzelt auf. Bei 37 hatten wir dagegen, wie schon geschildert, einen allmählichen Abfall vom Maximum und eine stark ausgesprochene Mehr-  
gipfligkeit der Kurve. Während bei 29 die Haare nach ihrer Feinheit

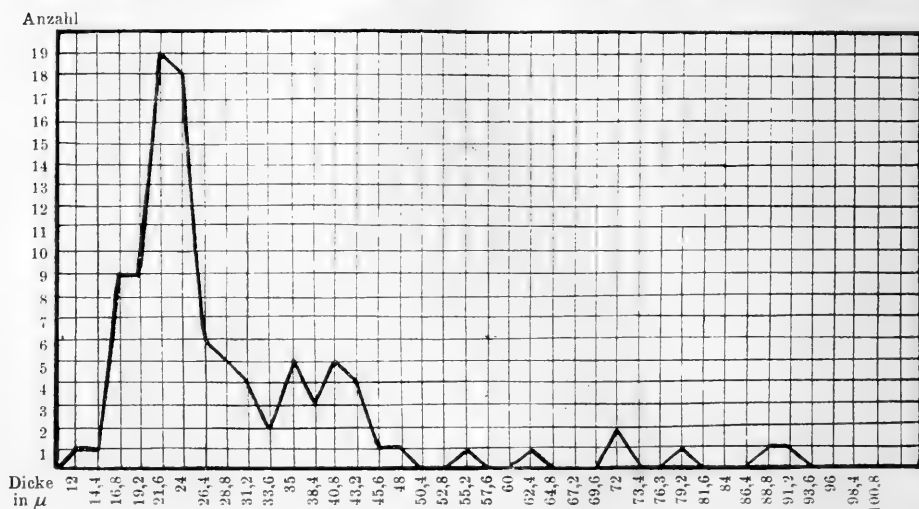


Fig. 23. Haardickenkurve von Höhenzackel 29.

mehr nach der feineren Seite zusammengedrängt sind, finden wir bei 37 mehr eine allmähliche Abnahme der einzelnen Haare von dem Maximum bei einer Feinheit von  $24 \mu$  zu den gröberen. Ein stärkeres Überwiegen einer Feinheit tritt hier also nicht hervor.

Wolle der Zackelschafe der neueren Zucht. Wenden wir uns nun der Wolluntersuchung der Zackel, die nach 1903 gezogen sind, zu.

Im Gegensatz zu den reinweißen Wollen der Höhen- und Niederungszackel finden sich hier auch schwarzgefärbte Wollen. Es handelt sich um die Tiere 194 und 195 und deren Nachkommen (vergl. oben). Die Färbung wird bedingt durch ein braunes bzw. schwarzes Pigment in den Haaren. Doch selbst in den schwarzen Wollen finden sich noch

weiße Haare, so z. B. bei 195, wo wir 25% weiße Haare feststellten. Die Verteilung der weißen Haare in bezug auf ihren Durchmesser ist die gleiche wie bei den übrigen pigmentierten Haaren. Bei 195/13 steigt der Gehalt an weißen Haaren auf ca. 40% (Frühjahrsschur 1920), dadurch erhält die Wolle als ganzes ein mehr graues Aussehen.

Im Gegensatz hierzu finden sich in weißen Wollen gelegentlich einige braune oder bräunliche Haare.

Was die Zusammensetzung der Wollen der jüngeren Zackelzucht bezüglich ihres Gehaltes an markhaltigen Haaren anbelangt, so treten die markhaltigen Haare hier bei weitem zurück und man findet nur wenige Prozente. Den höchsten Gehalt an markhaltigen Haaren wies die Lammwolle von 194/12 ♂ (11%) auf, andererseits waren verschiedene Wollen vollkommen markfrei. Im folgenden fügen wir eine Tabelle über die Zusammensetzung der untersuchten Wollen der neueren Zackelzucht und ihren prozentualen Gehalt an den verschiedenen Sortimenten bei.

Nr. des Tieres	% - Gehalt an						Jahr der Schur
	A-Sortiment und feiner	B	C	D	E	F	
194/12 Bocklamm	71	9	10	9	1	—	1911
192/10 ♂	60	10	11	7	12	1	1911
193/06 ♂	39	14	12	12	19	4	1911
195 ♀	61	3	10	10	16	—	1911 (Sommer)
195/13 ♀	67	5	7	10	8	3	1920 (Frühjahr)
195/13 ♀	61	12	8	9	10	—	1920 (Herbstschur)
194/06 ♀	62	6	6	6	13	7	1911
> 190/10 ♀	80	1	2	8	9	—	1911
190/10 ♀	62	3	9	6	15	3	1911
192/06 ♀	72	7	5	11	5	—	1911
190/06 ♀	50	9	14	6	20	1	1911

Im Vergleich mit den oben betrachteten Wollen der Höhen- und Niederungszackel ist aus der Tabelle ersichtlich, daß bei den Zackeln der neueren Zucht der Prozentgehalt an Sortiment A und feiner höher ist und daß vor allem das F-Sortiment nur einen ganz geringen Prozentsatz ausmacht oder gänzlich fehlt.

Unterschiede zwischen den Bock- und Mutterwollen und auch ein wesentlicher Unterschied in der Zusammensetzung der Wollen der Frühjahrs- und Herbstschur ist aus den Zahlen nicht ersichtlich. Während die im März geschorene Wolle einen etwas höheren Prozentgehalt an A-Sortiment und feiner aufweist, ist bei der im September

geschorenen Wolle ein etwas höherer Prozentsatz an B-Sortiment vorhanden. Während bei der Herbstschur das F-Sortiment gänzlich fehlt, ist es in der Frühjahrsschur mit 3% vertreten.

Der Unterschied gegenüber den Höhen- und Niederungszackeln kommt auch in der geringeren Variationsbreite bei den Zackeln der späteren Zucht zum Ausdruck, wie die folgende Tabelle zeigt:

Nr. des Tieres		Variationsbreite $\mu$	Variationsbreite in % des dicksten Haares
(Lamm)	194/12 ♂	7,2—69,6	85
	192/10 ♂	12,0—64,8	81
	193/06 ♂	14,4—67,2	79
(Frühjahr)	195/13 ♀	14,4—67,2	86
(Herbst)	195/13 ♀	14,4—55,2	74
	195 ♀	9,6—57,6	85
	> 190/10 ♀	12,0—57,6	79
	194/06 ♀	12,0—67,2	82
	190/10 ♀	12,0—67,2	82
	192/06 ♀	12,0—52,8	77
	190/06 ♀	12,0—79,2	82

Bestimmte Beziehungen bezüglich Alter und Geschlecht lassen sich hieraus mit Sicherheit nicht erkennen.

Wenden wir uns nunmehr der Betrachtung der Kurven zu. Der Verlauf der Kurven hat im Prinzip große Ähnlichkeit mit denen bei

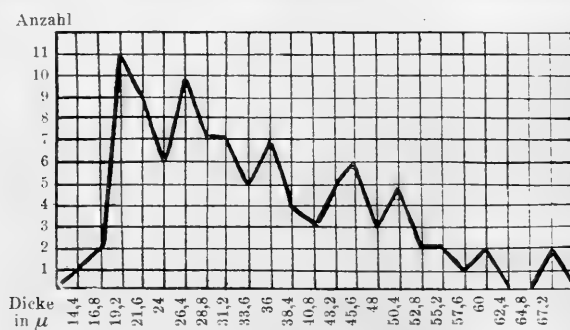


Fig. 24. Haardickenkurve von Zackel 193/06 ♂ (Schur 1911).

den Höhen- und Niederungszackeln. Wie aus den oben angeführten Zahlen hervorgeht, ist die Zusammensetzung der Wolle bezüglich ihrer Feinheit eine sehr ungleichmäßige. Dementsprechend haben auch die



Kurven ein sehr verschiedenartiges Aussehen. Wir wollen uns im folgenden nur begnügen, einige charakteristische herauszugreifen.

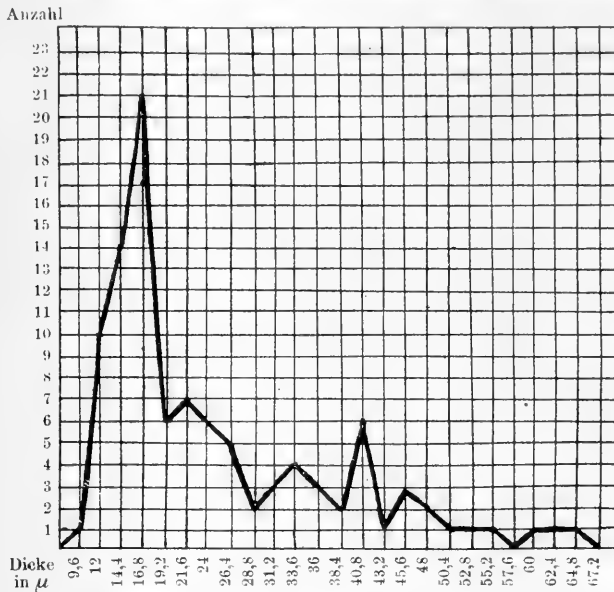


Fig. 25. Haardickenkurve von Zackel 195/13 ♀ (Frühjahrsschur 1920).

Was die Kurve des Bockes 193/06 (Fig. 24) anbelangt, so steigt diese sehr schnell zu ihrem höchsten Maximum bei 19,2  $\mu$  an, um dann

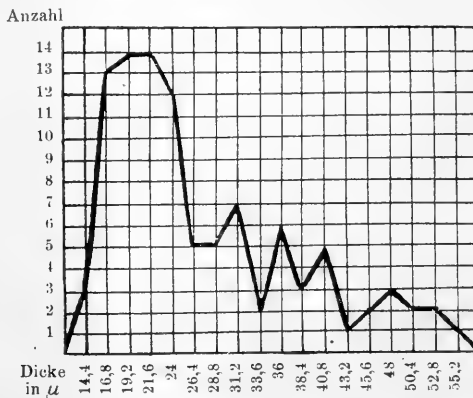


Fig. 26. Haardickenkurve von Zackel 195/13 (Herbstschur 1920).

ganz allmählich unter Bildung von kleineren Gipfeln abzufallen. Bei den Kurven der Frühjahrs- und Herbstschur des Jahres 1920 bei 195/13 (Fig. 25 und 26) sowie bei der Lammwolle von 194/12 (Fig. 27) hebt

sich ein Maximum ziemlich steil aus dem Kurvenverlauf heraus, dessen Gipfel bei der Frühjahrsschur 1920 bei  $16,8 \mu$  liegt, bei der Herbstkurve 1920 zwischen  $19,2$  und  $21,6 \mu$ , bei der Lammwolle dagegen schon bei  $14,4 \mu$ . An diese Hauptgipfel schließen sich, nach dem größeren Ende zu abfallend, eine Reihe von kleineren Nebengipfeln an. Ebenso wie bei den Wollen der Höhen- und Niedrungszackel kann auch hier bezüglich der Dicke kein scharfer Unterschied zwischen Woll- und Grannenhaaren gefunden werden.

Wollen der Bastarde. Diese bei der Untersuchung der Zackelwollen gefundenen Resultate wollen wir nun vergleichen mit denen, die

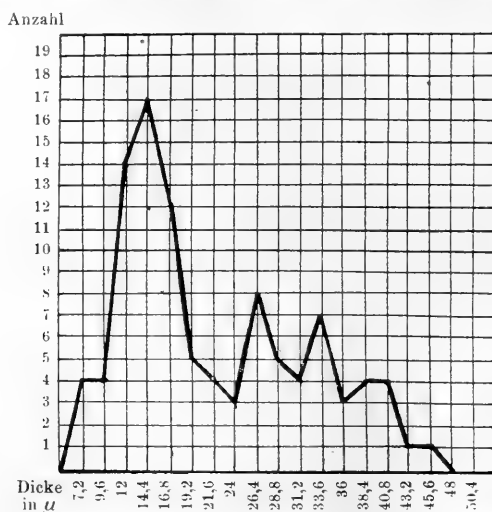


Fig. 27. Haardickenkurve von Zackel 194/12 ♂ (Lammwolle).

wir bei der Untersuchung der Wollen der Bastarde erhalten haben. Die geringsten Unterschiede gegenüber den Zackeln weisen die Wollen der Karakul-Zackelkreuzungen auf, von denen wir ein paar herausgreifen. Die folgende Zusammenstellung gibt eine Übersicht über die Zusammensetzung nach Feinheitssortimenten und über die Variationsbreite.

Nr. des Tieres	% Zusammensetzung nach Feinheitssortimenten	Schur	Variationsbreite
193/08 ♀	61 A und feiner, 17 B, 14 C, 5 D, 3 E	—	9,6—45,6 $\mu$ 79%
195/18 ♂	69 " " " , 6 B, 14 C, 9 D, 2 E	Sommer 1919	7.2—57,6 $\mu$ 88%
195/18 ♂	62 " " " , 8 B, 5 C, 12 D, 11 E, 2 F	Frühjahr 1921	9,6—60,0 $\mu$ 84%

In der Zusammensetzung wie in der Variationsbreite sind also kaum Unterschiede gegenüber den reinen Zackelwollen festzustellen, vielleicht kann man auf eine geringe Reduktion des größeren Teiles der Wolle schließen.

Wie schon oben erwähnt, ist das Jugendkleid der Karakul-Zackel schwarz: demgegenüber ist die Färbung der ausgewachsenen Individuen grau. Diese beruht auf der Einmischung von weißen bzw. wenig pigmentierten Haaren. Bei 195/18 finden wir im Alter von zwei Jahren 35% und bei 193/08 42% weiße Haare. Trägt man für 195/18 (Schur 1921) die unpigmentierten Haare in die Kurve für die Haardicke der Gesamtprobe (Fig. 28) ein, so zeigt die Kurve für die weißen Haare

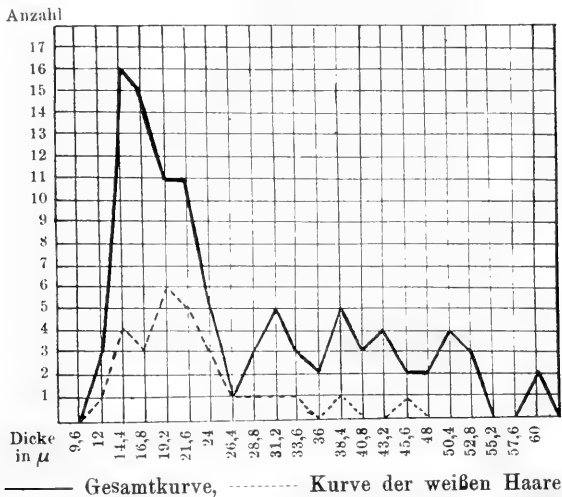


Fig. 28. Haardickenkurve von Karakul-Zackel 195/18 ♂ (Frühjahrsschur 1921).

einen ähnlichen Verlauf wie erstere. Bei 195/18 als Jährling dagegen liegt die Kurve für die weißen Haare ausschließlich in dem Ende der größeren Feinheit zwischen 7,2 und 21,6  $\mu$  (Fig. 29). In diesem Teil deckt sie sich fast vollkommen mit der Kurve für die Gesamtprobe. Daß die Wolle trotz des hohen Gehaltes an weißen Haaren (52%) noch schwarzgrau erscheint, ist darin begründet, daß nur die feineren Haare weiß sind und infolgedessen diese gegenüber den schwarzpigmentierten groben Haaren an Masse zurücktreten und außerdem sich nur an der Basis des Stapels befinden, während die schwarzen Haare lang abgewachsen sind.

Die Umfärbung des schwarzen Jugendkleides in die graue Wollbekleidung des erwachsenen Tieres erfolgt einerseits durch allmähliche

Abnahme der Pigmentierung in demselben Haar und andererseits durch Nachwachsen unpigmentierter Haare. Da bei dem Jährling 195/18 die weißen Haare ausschließlich sehr fein sind (zwischen 7,2 und 21,6  $\mu$ ), so ist anzunehmen, daß die Entpigmentierung zunächst in den feineren Haaren erfolgt und daß die nachwachsenden unpigmentierten Haare sich durch besondere Feinheit auszeichnen. Während man das allmähliche Verschwinden des Pigmentes in einzelnen Haaren direkt verfolgen kann, spricht für ein Nachwachsen von unpigmentierten feinen Wollhaaren

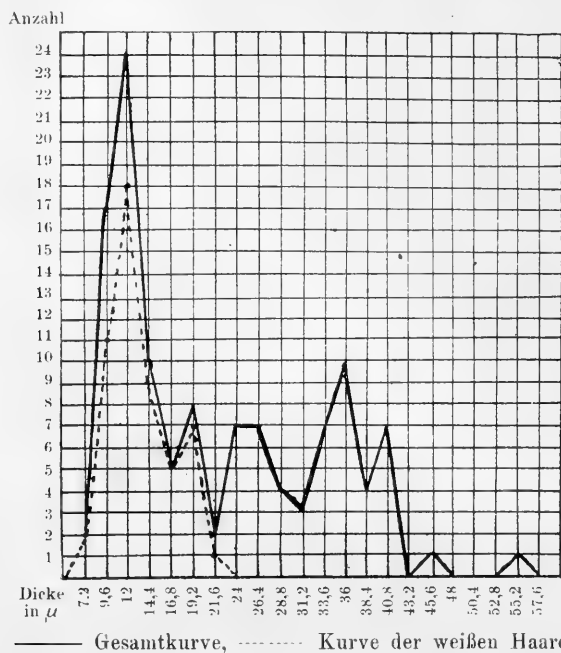


Fig. 29. Haardickenkurve von Karakul-Zackel 195/18 ♂ (Schur 1919).

während der ersten Lebensmonate die Ausbildung der Kurven bezüglich der Haardicke. Diese Kurven zeigen bei der Wolle von den Karakul-lämmern kurz nach der Geburt gegenüber der Wolle älterer Tiere eine verhältnismäßig geringere Zahl feinerer Haare. Im späteren Alter erstreckt sich die Pigmentlosigkeit nicht bloß auf die feineren, sondern auch auf die gröberen Haare.

Besonderes Interesse beanspruchen die Kreuzungen des Zackels mit Rambouillet und Elektoralschafen, weil hier die Gegensätze bezüglich der Eigenschaften der Wolle und ihrer Zusammensetzung besonders groß sind. Zum Verständnis dieser Kreuzungen schicken wir

eine Betrachtung der Wollen der genannten Schafe voraus. Ihre große Ausgeglichenheit kommt in der Variationsbreite und in der Gestalt der Kurven zum Ausdruck. Als Beispiel geben wir eine Bock- und eine Mutterwolle aus der Rambouillet-Herde von Heine-Narkau und die in der Sammlung vorhandene Wolle der zur Bastardzucht mit Zackel benutzten Gadegaster Elektoral-Mutter 15. Aus der Gadegaster Herde steht uns leider keine Probe einer Bockwolle zur Verfügung. Als Variationsbreite finden wir folgende Zahlen:

Rambouillet ♂ 12—36  $\mu$ , 67<sup>0</sup>/<sub>0</sub>,

Rambouillet ♀ 9,6—31,2  $\mu$ , 61<sup>0</sup>/<sub>0</sub>,

Elektoral ♀ 9,6—19,2  $\mu$ , 50<sup>0</sup>/<sub>0</sub>.

Die kleinste Variationsbreite zeigte also das Elektoralschaf. Wenden wir die oben vorgeschlagene Methode der Einteilung einer Wolle nach ihrem Prozentgehalt an Feinheitssortimenten an, so kommen wir zu folgenden Ergebnissen:

Rambouillet ♂ 29 AAAAA, 25 AAAA, 29 AAA, 8 AA, 4 A, 3 B, 2 C,

Rambouillet ♀ 31 AAAAA, 24 AAAA, 29 AAA, 14 AA, 1 A, 1 B.

Elektoral ♀ 97 AAAAA, 3 AAAA.

Aus der Zusammenstellung geht hervor, daß die Rambouillet-Mutter ein feineres Haar hat als der Bock. Dementsprechend ist auch ihre Variationsbreite eine kleinere. Bei dem Elektoralschaf ist die Ausgeglichenheit eine besonders hohe, da 97<sup>0</sup>/<sub>0</sub> dem einen Sortiment (5 A) und nur 3<sup>0</sup>/<sub>0</sub> dem nachfolgenden (4 A) angehören.

Die Ausgeglichenheit kommt auch in den Kurven (Fig. 30, 31, 32) zum Ausdruck, die nur einen Gipfel aufweisen, der sich steil erhebt und ebenso steil abfällt. Nur bei dem Rambouillet deutet sich die größere Variationsbreite in einer größeren Ausdehnung der Kurve nach dem größeren Ende zu an.

Vergleicht man nun die Wolle der Zackel-Elektoral und Rambouillet-Zackel mit ihren Eltern, so ist zunächst eine Verkleinerung der Variationsbreite gegenüber dem Zackel festzustellen. Bei dem Rambouillet-Zackel 192/14 schwankt diese zwischen 14,4 und 91,2  $\mu$  (Schur 1919) Differenz 84<sup>0</sup>/<sub>0</sub>, und bei dem Zackel-Elektoral 15/14 zwischen 9,6 und 43,2  $\mu$  (Differenz 77<sup>0</sup>/<sub>0</sub>).

Ogleich die prozentualen Variationsbreiten dieser Bastardwollen mit denen der Zackelwollen übereinstimmen, bestehen doch wesentliche Unterschiede, die weder durch die Angabe der Variationsgrenzen wie der Differenz zum Ausdruck kommen. Diese Unterschiede treten erst bei der theoretischen Zerlegung der Wolle nach den Feinheits-Sortimenten

und bei Betrachtung der Kurven hervor. Die Zusammensetzung der Kreuzungswollen ist folgende:

Rambouillet-Zackel 192/14 32 AAAAA, 21 AAAA, 22 AAA, 2 AA, 7 A  
(also zusammen 84 A und feiner), 7 B, 2 C, 3 D, 3 E, 1 F.

Zackel-Elektoral 15/14 66 AAAAA, 5 AAAA, 3 AAA, 3 AA, 4 A (zusammen 81 A und feiner), 7 B, 12 C.

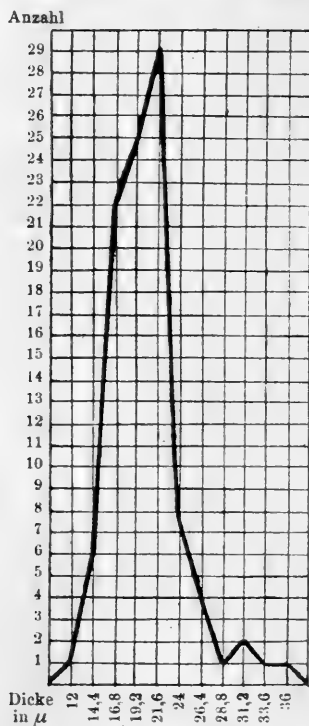


Fig. 30. Haardickenkurve von Rambouillet ♂ (Heine, Narkau).

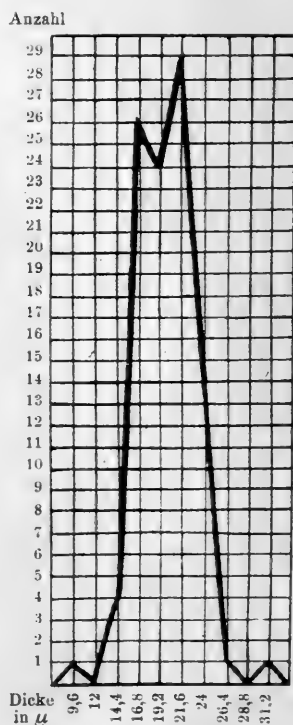


Fig. 31. Haardickenkurve von Rambouillet ♀ (Heine, Narkau).

Hieraus ist ersichtlich, daß die gröberen Sortimente nur noch durch vereinzelte Haare vertreten sind, die Hauptmasse dagegen einem feineren Sortiment angehört. Dem entspricht auch das makroskopische Bild der Wolle. Aus dem Schnittende des Stapels ragen vereinzelt gröbere Haare hervor, während die feineren Haare infolge ihrer zusammenschnirrenden Elastizität sich etwas verkürzt haben. Diese gröberen Haare zeichnen sich vielfach durch ihre Länge aus, sie überragen die feineren Haare und geben dem äußeren Stapel ein überspannenes Aussehen oder sind gar, wie die gröberen Haare des Zackels,

zottig abgewachsen (Fig. 13). Letzteres finden wir besonders am Hals, unterer Flanke und oberer Keule. Die größere Ausgeglichenheit gegenüber dem Zackel deutet sich vor allem in der Ausbildung der Kurven an (Fig. 33 und 34). Diese steigen ähnlich wie bei den feinwolligen Schafen sehr steil an und fallen ebenso steil wieder ab, dann schließt sich jedoch noch ein kurzes Kurvenstück mit verhältnismäßig niedrigen Gipfeln an und schließlich treten nur noch vereinzelt dickere Haare auf.

Was nun die Stapelbildung bei den Bastarden anbelangt, so zeigt diese Beeinflussung von beiden Eltern. Teils ist das Vließ dicht geschlossen wie beim Elektoral, teils sind lang abgewachsene offene Stapel vorhanden, deren Spitzen aus groben Haaren bestehen. Eine Kräuselung und ausgesprochene Strähnchenbildung ist nur angedeutet oder vereinzelt zu finden.

Die Feinheit der Kreuzungswolle wie auch ihr ganzer Charakter nimmt eine Mittelstellung zwischen den beiden Elterntieren ein, dabei treten jedoch Schwankungen nach der väterlichen oder mütterlichen Seite hin auf. Wenn auch die Feinheit bei dem Bastard eine etwa intermediäre Stellung zwischen den beiden Eltern einnimmt, so besteht doch die Möglichkeit, daß an anderen Körperstellen die Vererbungsform eine etwas verschiedene sein kann, wenn man von dem äußeren Stapel auf die Feinheit schließen darf. Zu einer exakten Feststellung sind jedoch spezielle, eingehende Untersuchungen erforderlich.

Ferner ist darauf hinzuweisen, daß diese an zwei verschiedenen Kreuzungstieren gewonnenen Anschauungen nicht verallgemeinert werden können, vielmehr sind wir auf Grund anderer Schafkreuzungen zu der Ansicht gekommen, daß die  $F_1$ -Bastarde bezüglich ihres Wollkleides nicht immer einen einheitlichen Typ darstellen, sondern Abweichungen nach der einen oder anderen Seite aufweisen können.

In der annähernd intermediären Vererbung der Verteilung der Haare bezüglich ihrer Feinheit stimmen die Kreuzungen zwischen Elektoral und Rambouillet einerseits und Zackel andererseits mit den von

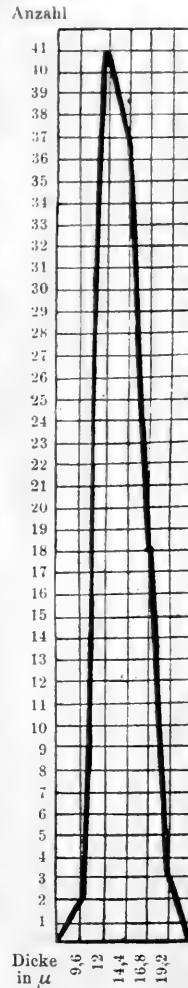


Fig. 32. Haardickenkurve von Elektoralischaf 15 ♀ (Schur 1913).

Güldenpfennig untersuchten Somali-Kreuzungen überein, wenn auch die von diesem befolgte Methode der Auszählung der Grannen- und Wollhaare nicht zu absolut sicheren Resultaten führen kann. Immerhin geht auch gerade aus seinen Zahlen hervor, daß nicht immer mit Sicherheit eine intermediäre Vererbungsform nachzuweisen ist, daß vielmehr bald ein Hinneigen nach dem einen, bald mehr nach dem anderen Elter beobachtet wird.

Nach ihm nimmt gerade die Somali-Elektoral-Kreuzung eine gewisse Ausnahmestellung ein, insofern als der Gewichtsanteil der Grannen-

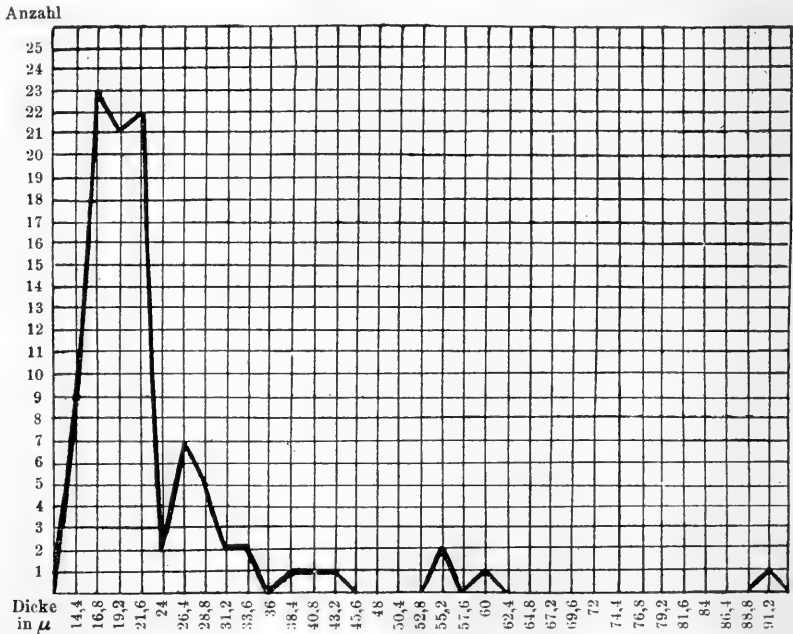


Fig. 33. Haardickenkurve von Rambouillet-Zackel 192/14 ♀ (Schur 1919).

haare weniger herabgesetzt ist als bei Kreuzungen zwischen dem Somali und anderen Rassen.

### 5. Vergleich der alten und neuen Zackelzucht.

In ihrem Habitus schließen sich die Zackelschafe unserer Zuchten an die Beschreibung der ungarischen Zackelschafe an. Beide Zuchten stellen den Typus eines Landschaftes dar. Die Tiere sind ziemlich hochgestellt, verhältnismäßig schmal in der Brust und das Kreuz ist abgeschlagen. Der Kopf ist ziemlich schmal, lang und frei. Gewisse



Unterschiede in den Körperproportionen lassen sich jedoch aus der folgenden Tabelle ersehen: Die Prozentzahlen geben das betreffende Maß in % der Widerristhöhe an, die übrigen Maße sind in cm angegeben.

	40/80 ♀	40/82 ♀	194 ♀	195/06 ♂	189 ♂
Kopflänge . . . . .	20,5	21	22	23	26
Kopflänge in % . . . . .	34,2	34,4	29,3	32,9	32,5
Wangenbreite . . . . .	8	8,5	7	8	8
Wangenbreite in % . . . . .	13,3	16	9,3	11,4	10
Ohrlänge . . . . .	11	11	10	10	10
Ohrlänge in % . . . . .	18,3	18	13,3	14,3	12,5
Halslänge . . . . .	19	20	23	24	22
Halslänge in % . . . . .	31,7	32,8	30,7	34,3	27,5
Rumpflänge . . . . .	64	56	75	68	83
Rumpflänge in % . . . . .	106,6	91,8	100	97,1	103,8
Brustumfang hinter dem Ellenbogen	68	79	82	80	98
Brustumfang in % . . . . .	113,3	129,5	109,3	114,3	122,5
Brustbreite . . . . .	12	16	13	18	18
Brustbreite in % . . . . .	20	26,2	17,3	25,7	25
Beckenbreite . . . . .	14	16,5	18	14	15
Beckenbreite in % . . . . .	23,3	27	24	20	18,8
Röhrbeinumfang . . . . .	8,5	8	9	9	7
Röhrbeinumfang in % . . . . .	14,2	13,1	12	12,9	8,8
Widerristhöhe . . . . .	60	61	75	70	80
Widerristhöhe in % . . . . .	100	100	100	100	100
Entfernung Boden bis Knie . . . . .	44	40	44	40	39
Entfernung Boden bis Knie in % . . . . .	73,3	65	58,7	57,1	48,8
Kreuzhöhe . . . . .	68	63	76	73	73
Kreuzhöhe in % . . . . .	113,3	103,3	101,3	104,3	91,3
Schwanzlänge . . . . .	29	23	45	32	40
Schwanzlänge in % . . . . .	48,3	37,3	60	45,7	50

Die absoluten Zahlen für die Widerristhöhe, Kreuzhöhe, Rumpflänge, Brustumfang, Kopf- und Halslänge sind bei den Zackeln der späteren Zucht höher als bei denen der älteren Zucht. Daraus geht hervor, daß die ersteren im allgemeinen größer sind als die letzteren.

Da in den relativen Maßen, die auf die Widerristhöhe bezogen sind, bis auf den Originalbock 189 die Kreuzhöhe einen höheren Wert angibt als die Widerristhöhe, so geht daraus hervor, daß die Tiere hinten etwas überbaut sind. Bezüglich der Rumpflänge und Beckenbreite sind bei den beiden Zuchten keine prinzipiellen Unterschiede in den Relativzahlen zu beobachten.

Bei der Halslänge, Brustbreite und dem Brustumfang finden wir wohl Unterschiede bei den Müttern insofern, als die Relativzahlen bei den Tieren der alten Zucht größer sind als bei der neuen, jedoch deuten die größeren Variationsgrenzen teils bei den Müttern der alten, teils bei den Böcken der neueren Zucht auf große Schwankungen hin.

Der Kopf der Tiere der älteren Zucht ist verhältnismäßig länger und breiter gewesen als der der neuen Zucht. Wie ferner aus den

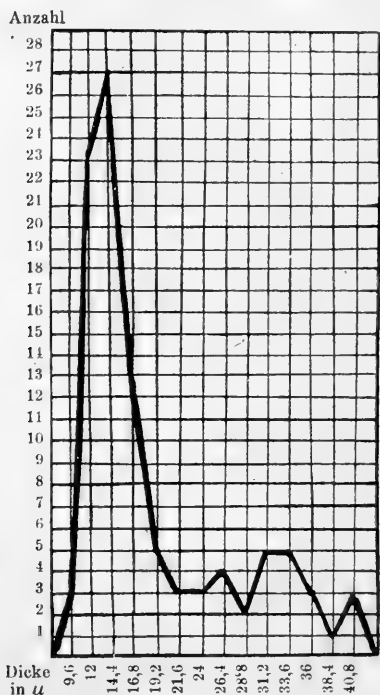


Fig. 34. Haardickenkurve von Zackel-Elektoral 15/14  $\odot$  (Schur 1918).

Zackeln Gewichte von 5 Pfd. und im Maximum von 8 Pfd. finden, schwankt dieses bei den Tieren der jüngeren Zackelzucht zwischen  $5\frac{1}{2}$  und  $12\frac{1}{2}$  Pfd. Das Verhältnis der Mittelzahlen der Lebendgewichte kurz nach der Geburt beträgt 6 : 8,5 Pfd. bei den Tieren der beiden Zuchten.

Beziehungen zu dem Geschlecht und Abhängigkeit von der Tragzeit ließen sich nicht mit Sicherheit nachweisen. Die Tragzeit schwankt von 142—152 Tage, bezw. 147 und 150 Tage. Das Mittel würde bei

Relativzahlen der Entfernung Boden bis Knie zu ersehen ist, sind die Zackel der älteren Zucht verhältnismäßig höher gestellt gewesen, ihr Röhrbeinumfang war größer und die Schwanzlänge war kürzer als bei den Tieren der neueren Zucht.

Bezüglich der Ausmaße schließen sich die Zackel der alten Zucht am ehesten an die bosnischen Zackel von Grasac an. Wenn die angegebenen Rumpflängen keine Übereinstimmung zeigen, so wird das darauf zurückzuführen sein, daß bei den Grasacer Schafen die gesamte Körperlänge, und nicht wie bei uns die Entfernung von Widerrist bis Schwanzansatz gemessen ist. Die Zackel der neueren Zucht zeigen gewisse Übereinstimmung mit den von Bohm gegebenen Maßen des ungarischen Zackels.

Der etwas größeren Statur der Zackel der späteren Zucht entspricht auch das höhere Lebendgewicht derselben. Dieses kommt schon bei den Lämmern zum Ausdruck. Während wir bei den älteren

den Tieren der neueren Zucht 149 und bei den älteren 148 Tage betragen. Immerhin sind die Zahlen zu gering, um einen Unterschied mit Sicherheit ableiten zu können.

Die Schafe beider Zuchten sind spätreif und erreichen mit etwa drei Jahren ihre volle Ausbildung. Von dieser Zeit ab kann man nur noch ein Schwanken des Gewichtes infolge von Fütterungseinflüssen beobachten und erst mit zunehmendem Alter erfolgt wieder eine annähernd konstante Abnahme des Körpergewichtes. Dabei tritt die Verminderung des Lebendgewichtes infolge Alterns besonders deutlich hervor, da die Tiere bis zu 12 Jahren im Haustiergarten gelebt haben.

Dem höheren Lammgewicht bei der Geburt entspricht auch ein höheres Lebendgewicht während der späteren Entwicklung. Wie schon oben angedeutet, tritt ein Unterschied im Gewicht zwischen den beiden Geschlechtern nur dann hervor, wenn man gleichaltrige Tiere vergleicht. Dieser Unterschied beträgt bei beiden Zuchten bis etwa 40 Pfd. Das höchst erreichte Durchschnittsgewicht eines Bockes wurde bei der älteren Zucht mit 110 Pfd. im Alter von drei Jahren und 127 Pfd. bei der neueren Zucht mit sieben Jahren festgestellt (bei den Tieren, die im Haustiergarten gezogen worden sind). Das höchsterreichte Durchschnittsgewicht der Mütter betrug 99 Pfd. im Alter von 5 Jahren bzw. 105 Pfd. in dem gleichen Alter. Das Gesamtdurchschnittsgewicht eines erwachsenen Tieres der neuen Zucht beträgt beim Bock ungefähr 120, bei der Mutter ca. 80 Pfd. Bei den Tieren der älteren Zucht ist das Gewicht ca. 10 Pfd. geringer.

Eine Ausnahmestellung gegenüber den Zackeln der älteren wie neueren Zucht nimmt das Zackelschaf 460 ein, insofern es nur ein Gewicht von 39 Pfd. im Alter von vier Jahren aufweist, also ganz bedeutend hinter den übrigen zurückgeblieben ist. Auch mit den in der Literatur zitierten Angaben findet es keine Parallele, es ist zu vermuten, daß es sich hier um eine Kümmerform handelt.

Färbung. Im Gegensatz zu den Tieren der älteren Zucht, die weiß waren und nur vereinzelt braune Flecke an Kopf und Beinen zeigten, waren die der neueren Zucht entweder rein weiß mit rotbraunem oder schwärzlichem Gesicht und Beinen oder ganz schwarz. Gelegentlich fand sich auch eine Schwarzfärbung bis an den Halsansatz. Diese Verschiedenartigkeit der Färbung wird auch von anderen Autoren für den ungarischen Zackel erwähnt. Nach dem mikroskopischen Befund war in den Haaren der älteren Zackel nur ganz selten Pigment anzutreffen.

Aus der Nachzucht der reinrassigen Tieflandzackel geht hervor, daß auch bei den weißen Tieren ein Farbfaktor vorhanden ist, der sich in einer rotbraunen Färbung von Kopf und Beinen und in gelegentlicher Pigmentierung einzelner Haare äußert. Unter dem Einfluß eines vielleicht physiologisch beeinflussbaren Intensivierungsfaktors kann dieses rotbraune Pigment derartig umgestaltet werden, daß es zu einer Schwarzfärbung von Kopf, Oberhals und Beinen kommt, wie wir es bei 192/10 bemerkten. Hierbei ist ferner die Wirkung eines Verteilungsfaktors anzunehmen, unter dessen Einfluß sich die Pigmentierung, welche gewöhnlich bei den weißen Tieren nur auf Kopf und Beinen zu finden ist, auf den Hals ausdehnt. Bei schwächster Wirkung der beiden Faktoren sammelt sich das Pigment in kleinen Bezirken an Kopf und Beinen und es kommt eine braune Fleckung zustande.

Was die Hornausbildung anbelangt, so unterscheiden sich die Zackel der älteren und der neueren Zucht, wenn man von der Mutter 460 absieht, prinzipiell dadurch, daß erstens die Mutterschafe der älteren Zucht völlig hornlos waren, und daß zweitens bei den Tieren der späteren Zucht die Horngestaltung von der bei Schafen sonst üblichen abweichend war. Die Hörner sind nämlich gerade und stehen beim Bock ziemlich seitlich vom Kopf ab oder sind im weiblichen Geschlecht mehr schräg nach hinten und aufwärts gerichtet. Sie sind um die eigene Achse gedreht und zwar beschreibt dieses Horn bis zu  $1\frac{1}{2}$  Kreisumdrehung. Wenn in der Literatur sich Angaben finden, denen zufolge die Zackelhörner bis 7 Umdrehungen ausführen, so ist mit dem Begriff Umdrehung nicht eine volle Kreisumdrehung um die eigene Achse gemeint, sondern, wie wir schon zeigten, die Zahl der Drehstellen, an welchen infolge der Torsion des Hornes eine Umkehr der Flächen stattfindet. Immerhin erreichte die Ausbildung und Länge der Hörner nicht ganz die Dimensionen, die in der Literatur bei den reinen ungarischen Zackeln angegeben werden. Während letztere eine Länge von 97 cm aufweisen sollen, betrug sie bei einem Nachzuchtbock unserer Herde nur 44 cm. Das Horn ist im weiblichen Geschlecht in derselben Weise ausgebildet, aber kürzer, ist weniger kompakt und weist eine geringere Zahl von Drehstellen auf. Bei den Literaturangaben handelt es sich vielleicht um Maximalzahlen, die im Durchschnitt auch nicht erreicht werden.

Im Gegensatz zu den bisher erwähnten Zackeln, bei denen die Hörner gerade und seitlich gerichtet sind, bilden die der Höhen- und Niederungszackel eine mehr oder weniger offene Spirale, die seitlich und

etwas nach vorn gerichtet ist und nur wenig vom Kopf absteht. Während die Zackel der neueren Zucht bezüglich der Hornausbildung einheitlich sind und auch in ihrer sonstigen Form mit der der reingezogenen ungarischen Flachlandzackel übereinstimmen, ähneln die Höhen- und Niederungszackel der alten Zucht bezüglich der Hornform den ungarischen Kreuzungsprodukten, als dessen Grundlage der primitive Flachlandzackel anzusehen ist. Die Verschiedenartigkeit der Horngestalt wird durch die größere oder geringere Zufuhr fremden Blutes bedingt sein. Schon die Hornlosigkeit der Mutterschafe deutet darauf hin, daß hier nicht mehr der reine primitive Zackeltyp vorliegt.

In der Hornbildung ähneln 37/69 und 38 sehr den F<sub>1</sub>-Kreuzungstieren aus Zackelschafen. Dieses kommt vor allem darin zum Ausdruck, daß die vordere Stirnflächenkante sehr unscharf ausgeprägt ist und das Horn infolgedessen einen fast spindelförmigen Querschnitt hat. Es ist stärker gedreht, steht ziemlich stark seitlich vom Schädel ab und die Endspitze weist nach außen.

Bei den beiden anderen Niederungszackelböcken 39/67 und 40/85 ist die Dreikantigkeit des Gehörnes stärker ausgeprägt. Während 39/67 stark an die Tiere der älteren Horodenka-Zackelzucht erinnern, deutet 40/85 vielleicht auf Einkreuzung von Zygaya. In beiden Fällen handelt es sich wohl um eine vielfache Einkreuzung fremden Blutes.

Der ungleichen Ausbildung der Hornformen entspricht die Ausbildung des Schädels selbst, was auch skelettmechanisch verständlich ist, da eine verschiedene Hornform infolge der Unterschiede in der Belastung auch eine verschiedene Gestaltung des Schädels bedingen muß. Die Abhängigkeit kommt vor allem bei den hornlosen Schädeln der Müttern zum Ausdruck. Hier ist der vordere Teil des Stirnbeines etwas gewölbt und geht allmählich in flacher Rundung in den hinteren Abschnitt über. Bei den Böcken der Niederungszackel bilden dagegen die erwähnten Flächen einen schärfer ausgeprägten Winkel und die vordere Fläche ist stärker abgeflacht. In noch höherem Maße ist dies bei den reinen Flachlandzackeln der späteren Zucht der Fall. Für diese ist ferner noch eine Einsenkung der Stirnbeine in der Gegend der Augenhöhlen und ein Wulst zwischen den Hornzapfen charakteristisch.

Diese Bildungen sind bei den weiblichen Zackeln auch vorhanden jedoch nicht in dem Maße ausgeprägt und treten noch stärker zurück bei den Böcken der älteren Zucht. Bei diesen, wie auch bei den Mutterschafen derselben Zucht tritt die Einschnürung auf der Höhe der Tränenbeine bedeutend schwächer hervor als bei den Böcken und

Mutterschafen der reinen Flachlandzackel. In der Hornausbildung nimmt der weibliche Zackel 460 eine Mittelstellung ein. Die Richtung der Hörner, ihr spindelförmiger Querschnitt und die Torsion des rechten Hornes erinnern an den Flachlandzackel, abweichend von diesem ist die geringe Größe des Hornes, noch stärkere Abplattung sowie die abweichende Gestaltung des linken Hornes. Die vordere und hintere Stirnbeinfläche gehen allmählich ineinander über. Erstere ist etwas gewölbt und eingesenkt. Der zwischen den Hornzapfen vor allen bei den Flachlandzackeln gut ausgebildete Querwulst ist nur schwach angedeutet.

Unterschiede im Vließgewicht traten bei den beiden Zackelzuchten des Instituts nicht hervor. Das Vließgewicht beträgt im Durchschnitt 2250 g bei den Müttern und 2550 g bei den Böcken. Die Böcke liefern also ca.  $\frac{1}{2}$  Pfd. Wolle mehr als die Mutterschafe. Besonders deutlich tritt bei der alten Zucht eine beträchtliche Abnahme des Wollertrages bei zunehmendem Alter hervor. Diese Schurergebnisse im Institut stimmen mit den Angaben verschiedener Autoren über die Wollerträge bei den primitiven ungarischen Zackeln überein.

Bezüglich der Vererbung der Wollmenge sprach bei einigen Tieren eine gewisse Wahrscheinlichkeit dafür, daß eine hohe oder niedrige Wollproduktion der Mütter bei ihren Nachkommen wieder zu finden war, jedoch konnten bei dem Fehlen darauf gerichteter Versuche bestimmtere Angaben nicht gemacht werden. Bei den Unterschieden im Wollertrag können natürlich auch noch Unterschiede im Rendement mitspielen.

Die Wolle der älteren Zackelzucht erreicht in Jahresschur eine größere Länge (bis 38 cm) als die der jüngeren Zucht (bis 25 cm). Obgleich die Länge der abgewachsenen Wolle bei Jahresschur der beiden Zuchten verschieden ist, stimmt das Vliesgewicht bei ihnen überein. Diese Tatsache findet dadurch ihre Erklärung, daß bei den Flachlandzackeln die Unterwolle reichlicher ausgebildet ist, daß also der Stand auf der Haut bei den Zackeln des letzten Importes ein dichter war.

In der Zusammensetzung der Wollen konnten insofern Unterschiede festgestellt werden, als die Wolle der älteren Zackelzucht bedeutend gröber und die Variationsbreite der Haardicke eine größere war.

Auf Grund der angeführten Tatsachen sei nochmals hervorgehoben, daß es sich bei den Tieren der jüngeren Zucht um den reinen Typus des primitiven ungarischen Flachlandzackel und bei denen der älteren

Zucht um Kreuzungen zwischen diesen und primitiven grobwolligen Landschaften handelt. Es ist zu vermuten, daß die Höhen- und Niederungszackel aus den westlichen Gebieten Ungarns stammen, da sie zu einer Zeit importiert wurden, wo die Transportschwierigkeiten noch größer waren. Erst nach 1900 ist es dann Kühn gelungen, aus dem Innern Ungarns und zwar aus dem Gebiet Zackelschafe zu erhalten, wo die Kreuzungszucht die Reinzucht noch nicht verdrängt hatte nämlich aus Debreczin.

## 6. Vererbungstheoretische Ergebnisse aus den Zackelkreuzungen.

Im folgenden sollen die sich aus den verschiedenen Zackelkreuzungen ergebenden vererbungstheoretischen Betrachtungen verglichen werden.

Was die Körperform der Bastarde anbelangt, so weisen diese Beeinflussung von beiden Eltern auf, jedoch in verschieden starkem Maße.

Die Bastarde zwischen Somali und Zackel zeigten eine Annäherung an das Somali, während die Zackel-Elektoral-Kreuzungen in ihrer Gestalt eine gewisse Mischung der elterlichen Eigenschaften aufwiesen. Bei den Kreuzungen zwischen Karakul und Zackel treten größere Differenzen nicht hervor, da beiden der Landschaftstyp gemeinsam ist. Ähnliche Unterschiede wie in der Körperform, finden wir auch bezüglich des Kopfes, der Hornform und Schwanzbildung, nur kann hier noch festgestellt werden, daß die Verschiedenartigkeit der Bastarde nicht allein bei den Tieren verschiedener Kreuzung, sondern auch bei denen derselben Kreuzung zu beobachten ist, die Bastarde also nicht als streng intermediär anzusprechen sind.

In der Kopfform neigen die Somali-Zackelbastarde mehr zum Somali hin. Die Kopfform des Zackel-Elektoral unterscheidet sich von der des Elektoralschafes durch ihre etwas größere Länge; ferner ist der in der Sammlung vorhandene Schädel kaum geramst. Gegenüber dem Zackel unterscheidet er sich durch die nur schwache Einschnürung in der Gegend der Tränenbeine, die Wölbung der Vorderfläche der Stirnbeine und den nur wenig steilen Abfall der hinteren Fläche derselben sowie die nur schwache Ausbildung des Querwulstes.

Die Schädel der Karakul-Zackelkreuzungen sind mehr oder weniger geramst und im Verhältnis zur Höhe kürzer als beim Zackel. In der Gegend der Tränenbeine sind sie mehr oder weniger geschnürt. Die vordere Stirnbeinfläche ist fast gerade und die Einsenkung zwischen den Augenhöhlen tritt stark zurück. Im letzteren zeigt sich eine Eigentümlichkeit

des Karakul. Die vordere und die hintere Stirnbeinfläche sind nicht so stark wie beim Zackel, aber doch bedeutend stärker als beim Karakul gegeneinander abgebogen. Der Wulst zwischen den Hornzapfen ist schwächer als beim Zackel ausgebildet.

Was die Hornvererbung anbetrifft, so läßt sich eine durchgehende Gesetzmäßigkeit zunächst nicht feststellen. Bei den Somali-Zackel-Kreuzungen dominiert, soweit feststellbar, die Hornbildung über die Hornlosigkeit. Über die weitere Ausbildung der Hörner lassen sich leider keine Angaben machen, da die Tiere jung verkauft wurden. Bei der Kreuzung zwischen Rambouillet-Zackel, wo beide Eltern gehört waren, zeigt der einzige Bastard den vorhandenen Angaben zufolge in der Hornbildung bezüglich der Gestalt und Richtung eine Annäherung an das Zackelgehörn. Bei der Kreuzung zwischen Zackel und Elektoral erwies sich die Hornbildung dominant gegenüber der Hornlosigkeit. Nach Querschnitt und Oberflächengestaltung findet bei den Bastarden eine Annäherung an das Horn des weiblichen Zackel statt. In der Horngestalt zeigen die  $F_1$ -Bastarde keine Übereinstimmung. Während bei den einen die Hornform mehr dem Zackel zuneigt, tritt bei einem anderen der Merino-Einfluß mehr hervor. Die Hornform des Merino wird also auch durch die hornlosen Mütter der Merino übertragen.

Die Verschiedenartigkeit der  $F_1$ -Bastarde tritt, was die Hornbildung anbetrifft, besonders charakteristisch bei den Karakul-Zackel-Kreuzungen hervor. Wir finden hier Hörner, die nach ihrer Stellung und Ausbildung als intermediär anzusprechen sind, andere, die eine sehr starke Annäherung an das Zackelgehörn darstellen und schließlich eins, das mit dem Gehörn des Karakul große Ähnlichkeit aufweist. Wir finden also hier die weitgehendste Variabilität der  $F_1$ -Generation, die sich von der Annäherung an den einen Elter bis zum anderen Elter erstreckt.

Bei sämtlichen Karakul-Kreuzungen war die Hornbildung dominant gegenüber der Hornlosigkeit. Bestimmte Beziehungen zwischen Hornbildung und Geschlecht lassen sich nicht nachweisen.

Eine ähnliche Verschiedenartigkeit, wie wir sie in bezug auf Hornbildung beobachten konnten, findet sich auch bei den  $F_1$ -Tieren in der Ausbildung des Schwanzes. Bei den Karakul-Zackel-Kreuzungen sind Formen vorhanden, die fast ganz dem Zackel gleichen, insofern der Schwanz noch kaum verdickt ist, auf der andern Seite solche, die schon mehr oder weniger eine deutliche Verdickung an der Basis erkennen lassen. Ferner finden wir sogar bei einem Bastard, daß eine



deutliche Knickung wie beim Karakul auftritt. Auch hier beobachten wir also wieder eine weitgehende Variabilität der Heterozygoten, wenn auch nicht ganz die Elternformen erreicht werden.

Eine ähnliche Beeinflussung durch beide Eltern finden wir in der Schwanzbildung bei den Somali-Zackel-Kreuzungen.

Färbung. Übereinstimmend mit den Ergebnissen, die Dechambre bei Kreuzungen von Somali mit einfarbigen Berrichon-Schafen feststellte und die wir im Halleschen Haustiergarten z. B. mit Dishley-Merino, Rambouillet und Elektoral-Schafen erzielten, ist auch die überwiegende Schwarzfärbung der Somali-Zackel-Kreuzung als das Erbteil des Somalis anzusehen. Während bei den Somalischafen die Schwarzfärbung sich nur auf den Kopf und Oberhals beschränkt, ist bei den Kreuzungen eine Verbreitung des schwarzen Pigmentes auf dem ganzen Körper erfolgt. Es muß also durch die Kreuzung ein Agens in Tätigkeit getreten sein, welches die Beschränkung des Pigmentes auf die genannten Körperstellen aufhob.

Bei der Kreuzung Rhön  $\times$  Zackel erwies sich schwarz dominant gegenüber der rotbraunen Zeichnung von Kopf und Beinen beim Zackel. Die Fleckung an den Beinen kann man als eine Art Mosaikvererbung auffassen in Übereinstimmung mit den Rambouillet-Zackel- und Elektoral-Zackel-Kreuzungen.

Übereinstimmend bei sämtlichen Kreuzungen dieser Art können wir eine ähnliche Verteilung des Pigmentes und zwar auf Kopf und Beinen feststellen. Diese Fleckung findet z. B. eine Parallele bei der Kreuzung zwischen Merino- und englischen Schwarzkopf-Schafen.

Während bezüglich der Verteilung des Pigmentes die Bastarde zwischen weißen feinwolligen Schafen und Zackeln einheitlich sind, läßt sich dieses bezüglich des Farbtones nicht feststellen. Hier haben wir vielmehr kompliziertere Verhältnisse vor uns. Es handelt sich um folgende Fälle:

Bei Kreuzungen zwischen einem weißen Zackel mit rotbraunem Kopf und einem weißen Rambouillet war der Bastard rotbraun an Kopf und Vorderbeinen, dagegen schwarzblau an der Innenseite der Hinterbeine. Bei Kreuzung zwischen einem gleichfarbigen Zackel mit weißen Elektoral-schafen wiesen die Bastarde schwarze Fleckung auf. Wurden dagegen die weißen Elektoral-schafe mit einem weißen Zackel, der jedoch am Kopf, Halsansatz und an den Beinen schwarz gefärbt war, gepaart, so zeigten die Bastarde bis auf einen, der außerdem noch schwarze Fleckung aufwies, braune Flecken. Der weiße Zackel mit schwarzem

Kopf, Hals und Beinen entstammte einer Paarung zweier weißer Zackel mit rotbraunem Kopf und Beinen, wie wir oben gezeigt haben.

Wenn man von der Meinung ausgeht, daß rotbraun und schwarz durch verschiedene Farbfaktoren bedingt ist, so müßte eine der beiden Färbungen homozygotisch sein. Es müßte also bei Spaltung der Heterozygoten entweder aus dem Schwarz Braun hervorgehen oder umgekehrt. Beides zugleich wäre nicht denkbar. In unserem Fall haben wir aber die Tatsache, daß aus dem Schwarz Rotbraun oder Schwarz und Rotbraun und andererseits aus dem Rotbraun Schwarz oder Schwarz und Rotbraun entsteht. Wir haben infolgedessen Berechtigung zu der Annahme, daß es sich hier um die Erscheinungsform ein und desselben Faktors handelt, der in seiner Wirkung durch einen Intensivierungsfaktor bestimmt wird. Dieser muß sich in einem labilen Gleichgewichtszustand befinden und durch physiologische Momente unbekannter Art umkehrbar sein, so daß aus dem Braun ein Schwarz und aus dem Schwarz ein Braun hervorgehen kann. Geht man von der Anschauung aus, daß das rotbraune und schwarze Pigment verschiedene Oxydationsstufen eines und desselben Chromogens sind, so wird bei einer Schwankung des Gehalts an Oxydase ein derartiger Farbumschlag verständlich. Hand in Hand mit der chemischen Veränderung des Pigmentes könnte auch noch eine dichtere Lagerung des Farbstoffes eine dunkle Färbung der Haare bedingen.

Bei der Kreuzung zwischen Zackel und Karakul dominiert, soweit weiße Zackelmütter in Frage kommen, stets das Schwarz des Karakuls.

Bezüglich der Beschaffenheit des Lammfelles ist bei diesen Kreuzungen eine Variabilität der  $F_1$ -Bastarde in der Art zu beobachten, als diese einen Lockencharakter aufwiesen, der dem des Zackels näher steht, teils mehr oder weniger sich von diesem entfernt. Eine vollkommene Annäherung an den Karakulcharakter ist hier nicht zu beobachten, da die Locken entweder nur schwach ausgebildet oder offen und korkzieherartig gewunden sind.

Die hiesigen Erfahrungen decken sich in dieser Beziehung nicht mit denen, die in Österreich gemacht sind. Nach Adametz erhielt man dort, neben einem kleinen Prozentsatz vorzüglicher, erstklassiger Felle, die auch als Originalkarakulfelle aus Bochara als prima bonitiert worden wären, einige ganz mindere, zackelartige, also vollkommen ungelockte. Zwischen diesen beiden Extremen gab es alle möglichen Übergänge.

Die Widersprüche in den beiderseitigen Erfahrungen erklären sich vielleicht aus der Verschiedenartigkeit des zur Kreuzung benutzten

Zackelmateriale. Bei den österreichischen Versuchen wurden siebenbürgische Zackel benutzt, während bei uns die ursprünglichen ungarischen Zackel Verwendung fanden. Diese Verschiedenartigkeit wird schon dadurch angedeutet, daß Adametz das Lammkleid der Zackel als ungelockt schildert: bei unseren Zackellämmern dagegen ist eine korkzieherartig abstehende Locke aufgetreten. Diese Anlage zur korkzieherartigen Lockung der Zackel scheint das Lammvließ der Kreuzungen ungünstig beeinflußt zu haben, so daß bei unseren Versuchen der Karakulcharakter sich bei keinem Tier derart durchsetzte, wie bei Adametz wenigstens zu einem kleinen Teil.

Die Lammgewichte der Zackelbastarde schwanken innerhalb weiter Grenzen von 5—12 Pfd., jedoch lassen sich bestimmte Beziehungen zu den Elternrassen mit Sicherheit nicht nachweisen.

Im allgemeinen war die Tragzeit für die Bastarde eine etwas längere als für die reinrassigen Zackel, jedoch ist zu weitergehenden Schlüssen das Material nicht ausreichend genug.

In den Körpergewichten zeigen die  $F_1$ -Bastarde ziemlich weite Unterschiede. Zum Teil liegt anscheinend eine Erhöhung der Körpergewichte der Kreuzungen gegenüber dem Zackel vor. Vor allem scheint die Entwicklung bei den Rambouillet- und Elektoralkreuzungen eine etwas bessere zu sein als bei dem Zackel. Bei den Somali-Bastarden wurden im Alter von einem Jahr höhere Gewichte erzielt als bei den beiden Elternrassen gleichen Alters. Vielleicht kann man hier eine Parallele ziehen zu den Castleschen Meerschweinchen-Kreuzungen, bei welchen die  $F_1$ -Generation gegenüber beiden Eltern eine Erhöhung im Lebendgewicht aufwies. Man könnte mit ihm diese Erhöhung auf die Wirkung eines physiologischen Agens zurückführen, welches infolge der Kreuzung ferner stehender Rassen oder Arten mobilisiert wird.

Trotz der großen Schwankungen der Schurgewichte läßt sich ersehen, daß eine Erhöhung des Vließgewichtes bei den Kreuzungen mit Merinos stattgefunden hat. Eine Einheitlichkeit der  $F_1$ -Bastarde scheint jedoch auch in dieser Beziehung nicht vorhanden zu sein. Hierbei ist jedoch zu bedenken, daß schon die Ausgangsformen große Schwankungen aufweisen, die auch noch durch Haltung und Fütterung beeinflußt werden können.

$F_2$ -Kreuzungen, die noch weiteren Aufschluß über die Natur der Bastarde hätten geben können, sind nicht ausgeführt worden.

Ähnliche Verhältnisse wie bei der Karakul-Zackel-Kreuzung finden wir bei den Kreuzungen der Rambouillet-Zackel und Zackel-Elektoral

mit dem Karakul. Der Schwanz ist noch wenig an der Basis verdickt und ziemlich lang, jedoch finden sich auch hier wieder Verschiedenheiten und gelegentlich tritt auch eine größere Annäherung an den Karakultyp hervor. Im Gegensatz zu den Karakul-Zackel-Kreuzungen dominiert hier die Hornlosigkeit, wenn man von nur schwach angedeuteten Hornansätzen absieht.

Die Bastarde waren schwarz bis auf zwei Tiere. Das eine davon war vollkommen weiß (Karakul-Zackel-Elektoral), das andere war weiß bis auf braune Ohrenspitzen, braune Augenringe, dunklen Aalstrich und einen dunkelbraunen Sattel auf dem Widerrist; an der linken Hüfte befindet sich ein dunkelbrauner Fleck, auch Vorder- und Hinterbeine sind braun gefleckt, während Brust und Bauch hellbraun gezeichnet sind. Im Gegensatz zu allen anderen Fällen, in denen das Karakul-schwarz gegenüber dem Weiß der Zackel oder Zackelkreuzungen dominierte, ist es hier rezessiv. Es muß also ein Dominanzwechsel stattgefunden haben, der bei dem gleichen Vater Karakul  $\vee 1/14$  in Erscheinung tritt. Die Annahme, daß weiß als latenter Faktor in dem Karakul steckt, ist weder aus der Aszendenz noch aus der Deszendenz des Bockes zu schließen. Die Braunzeichnung bei dem einen Tier kann man als Erbteil des Zackels ansehen, welches bei der Kreuzung wieder in Erscheinung getreten ist, jedoch in anderer Verteilung als beim Zackel selbst.

In den Lebendgewichten dieser Bastarde treten keine bemerkenswerten Unterschiede auf. Die Vließgewichte sind zum Teil noch etwas erhöht wie bei den  $F_1$ -Bastarden, jedoch nähern sie sich zum Teil schon wieder den Schurergebnissen der Landschaft.

Die zweite Anpaarung mit dem Karakul wies zum Teil eine Verstärkung des Karakultypes, sowohl was Schwanz wie Vließausbildung anbelangt, auf; immerhin sind auch noch bei dieser Generation Anklänge an die  $F_1$ -Tiere vorhanden, insofern die Lockung zum Teil noch nicht genügend geschlossen und der Schwanz noch zu lang und wenig verdickt ist. Obwohl beide Eltern nur Hornstummel hatten, trat hier wieder wenigstens bei dem einen Tier Hornbildung auf der rechten Seite auf (73/19).

Ebensowenig wie der Zucht der  $F_1$ -Bastarde, so ist auch bei diesen Rückkreuzungen die Wahl des Vattertieres nicht gleichgültig, da auch hier die Eigenschaften von den verschiedenen Böcken in verschieden starkem Maße durchschlagen.

Nach allen Erfahrungen, die aus der Hornvererbung sich ergeben, scheint die Hornbildung über die Hornlosigkeit dominant zu sein. Die Hornausbildung wird vermutlich durch mehrere gleichsinnige Faktoren bestimmt. Bei Annahme zweier solcher Faktoren würde die Hornlosigkeit durch  $h_1h_1h_2h_2$  ausgedrückt sein, das Vorhandensein von Hornstummeln durch  $H_1h_1h_2h_2$ , während die verschiedenen Grade der Hornbildung durch  $H_1H_1h_2h_2$ ,  $H_1H_1H_2h_2$ ,  $H_1H_1H_2H_2$  bewirkt wird. Zum Verständnis der Hornvererbung der oben erwähnten Kreuzungen seien folgende Beispiele angeführt:

Zackel  $\times$  Elektoral =  $H_1H_1H_2H_2 \times h_1h_1h_2h_2$ . Die Zackel sind in ihrer Aszendenz gehört, während die Elektoralschafe mindestens im weiblichen Geschlecht ungehört sind. Das Produkt dieser Kreuzung ist HHhh, also gehört. Entsprechend der Zahl der Hornbildungsfaktoren ist das Gehörn des Bastards gegenüber dem Zackel reduziert. Die Gameten dieses Tieres würden sein:  $H_1H_2$ ,  $H_1h_2$ ,  $h_1H_2$ ,  $h_1h_2$ .

Die Bastarde Zackel-Elektoral wurden nun mit völlig hornlosen Karakulböcken von der Erbformel  $h_1h_1h_2h_2$  oder mit solchen mit Hornstummeln gepaart, welche die mutmaßliche Formel  $H_1h_1h_2h_2$  haben. In dem Fall  $H_1h_1H_2h_2 \times h_1h_1h_2h_2$  würden wir erhalten: 1  $H_1h_1H_2h_2$ , 2 Hhhh (und zwar  $H_1h_1h_2h_2$  und  $h_1h_1H_2h_2$ ), 1  $h_1h_1h_2h_2$ . Es würde also resultieren: 1 hornloses und 1 gehörntes Tier und zwei mit Hornstummeln. Die sich aus dem Schema ergebenden hornlosen Tiere konnten wir tatsächlich beobachten (37/10 und 163/20).

Nehmen wir die Kreuzung  $H_1h_1H_2h_2 \times H_1h_1h_2h_2$  (Zackel-Elektoral  $\times$  Karakul mit Hornstummeln), so ergeben sich folgende Kombinationen: 1 HHHh (gehört), 3 HhHh (gehört), 3 Hhhh (stummelhörnig), 1 hhhh (hornlos). Der einzige Bastard einer derartigen Kreuzung 17/16 hatte deutliche Hörnstummel.

Bei der Kreuzung zwischen Karakul und Zackel haben wir folgende Möglichkeiten. Wenn man den gehörnten Karakul mit  $H_1H_1h_2h_2$  und den stummelhörnigen mit  $H_1h_1h_2h_2$  und den hornlosen mit  $h_1h_1h_2h_2$  annimmt, so sind folgende Kombinationen von Zackel-Karakulkreuzungen möglich:  $H_1H_1H_2H_2 \times H_1H_1h_2h_2$  (gehört  $\times$  gehört),  $H_1H_1H_2H_2 \times H_1h_1h_2h_2$  (gehört  $\times$  stummelhörnig),  $H_1H_1H_2H_2 \times h_1h_1h_2h_2$  (gehört  $\times$  hornlos)

1.  $H_1H_1H_2H_2 \times H_1H_1h_2h_2 = 1 HHHH$  (gehört) + 2 HHHh (gehört) + 1 HHhh (gehört),
2.  $H_1H_1H_2H_2 \times H_1h_1h_2h_2 = 2 HHHh$  (gehört) + 2 HHhh (gehört),
3.  $H_1H_1H_2H_2 \times h_1h_1h_2h_2 = 4 HhHh$  (gehört).

In Übereinstimmung mit den errechneten Resultaten sind sämtliche Karakul-Zackel-Bastarde gehört, gleichgültig ob der Karakulbock gehört, stummelhörnig oder hornlos war. Vielleicht entspricht auch der verschiedenen Kombination der Hornfaktoren eine verschiedene Ausbildung der Hörner.

Die Anpaarung der Karakul-Zackel-Bastarde mit hornlosen Karakulböcken kann folgende Kombinationsmöglichkeiten ergeben:

1.  $H_1H_1H_2H_2 \times h_1h_1h_2h_2 = 4 HhHh$  (gehört),
2.  $H_1H_1H_2h_2 \times h_1h_1h_2h_2 = 2 HHhh$  (gehört) + 2 Hhhh (stummelhörnig),
3.  $H^1H_1h_2h_2 \times h_1h_1h_2h_2 = 1 HHhh$  (gehört) + 2 Hhhh (stummelhörnig) + 1 hhhh (hornlos).

Von den 12 möglichen Kombinationen sind 7 gehört, 4 stummelhörnig und 1 hornlos. Von den Bastarden dieser Art wissen wir nur von 164/20 genaueres bezüglich der Hornausbildung. Das Tier war nämlich hornlos, es müßte also der letzten Kombination angehören.

Die Ergebnisse, die wir bei den Zackel-Kreuzungsversuchen bezüglich der Hornvererbung erhalten haben, wollen wir nun mit den Anschauungen vergleichen, die Davenport und Castle auf Grund anderer Schafkreuzungsversuche gewonnen haben. Ersterer nimmt für die Hornausbildung eine geschlechtsbegrenzte Vererbung an und führt diese auf die Wirkung von X-Chromosomen und eines Hemmungsfaktors zurück unter Hinzuziehung einer Reihe von Hilfhypothesen. Castle macht gegen diese Hypothesen geltend, daß die Hornausbildung weitgehend durch inner-sekretorische Funktionen bedingt wird und nimmt mit Bateson an, daß der gehörnte Zustand im männlichen Geschlecht dominant, im weiblichen rezessiv ist.

Nimmt man mit Davenport an, daß Schafe im männlichen Geschlecht heterozygot (Xx), im weiblichen Geschlecht dagegen homozygot (XX), der Hemmungsfaktor der Hornbildung (I) geschlechtsverknüpft, d. h. stets mit einem X-Chromosomen verbunden ist, daß Ii jedoch den Hornbildungsfaktor in Ein- oder Zweizahl (HH oder Hh) nicht zu verhindern vermag, daß er dagegen in Zweizahl (II) den Hornbildungsfaktor in Einzahl (Hh), nicht aber in Zweizahl (HH) verhindern kann, so würde die Kreuzung zwischen einem hornlosen Karakulbock und einem Zackelschaf nach folgender Formel vor sich gehen:

$$XxhhIi \times XXHHIi$$

Gameten:  $XhI, xhI$   $XHI, XHI$ . Wir erhalten folgende Kombinationen:

$$XXHhII \quad XxHhIi$$

♂ hornlos    ♂ gehört.

Die nach der Formel zu erwartenden hornlosen ♀♀ sind bei den Kreuzungen niemals aufgetreten, da die F<sub>1</sub>-Bastarde, auch die ♂♂ sämtlich gehörnt waren. Diese Tatsache spricht gegen die Annahme von Bateson, demzufolge die Hornbildung beim männlichen Geschlecht dominant, beim weiblichen Geschlecht rezessiv sein soll.

Die Kreuzung zwischen Zackel ♂ und Elektoral ♀ müßte nach Davenport nach folgendem Schema verlaufen:

$$XxHHli \times XXhhII.$$

$$\text{Gameten: } XHI, xhi \quad XHI, Xhl$$

$$\text{Zygoten: } XXHHII = XXHhII = XxHHli = XxHhli =$$

♀ gehörnt      ♀ hornlos      ♂ gehörnt      ♂ gehörnt.

Ein nach dieser Theorie mögliches hornloses ♀ trat bei unseren Zuchten nicht auf.

Auch wenn man die weniger wahrscheinlichen Kombinationen XxHhli für den Zackelbock und XXhhII für die Elektoralmutter annimmt, so entstehen bei den verschiedenen möglichen Kombinationen immer wieder hornlose Schafe und gelegentlich auch ein hornloser Bock. Also auch diese theoretischen Kombinationen können bei den Zackelkreuzungen nicht mit den tatsächlichen Verhältnissen in Einklang gebracht werden.

Aus den obigen Ausführungen geht hervor, daß ein bestimmter Zusammenhang zwischen Hornvererbung und Geschlecht sich nicht ableiten läßt, weder in dem Sinne, daß der Faktor für Hornausbildung an den Faktor für das Geschlecht geknüpft ist, noch in der Weise, daß die Hornausbildung bei dem einen Geschlecht dominant, bei dem anderen dagegen rezessiv ist. Vielmehr scheint man es in unserem Falle mit regulären Mendelschen Verhältnissen zu tun zu haben. Leider sind jedoch ebensowenig wie bei Davenport die Versuche in genügend großem Maßstabe ausgeführt, um unsere oben dargelegte Ansicht zahlenmäßig zu befestigen.

Aus der Gegenüberstellung unserer Verhältnisse mit den Erklärungen von Davenport geht jedenfalls soviel hervor, daß sich die bei der einen Rasse gewonnenen Erfahrungen nicht immer auf die Kreuzungen anderer Rassen übertragen lassen. Die Verschiedenartigkeit der Übertragung der elterlichen Merkmale auf den Bastard bei verschiedenen Rassen kann sich nicht nur auf die Hornform, sondern auch auf sonstige morphologische und physiologische Eigenschaften, wie oben angedeutet, erstrecken. Bis zu einem gewissen Grade läßt sich dieses sogar bei verschiedenen Tieren derselben Rasse feststellen.

## Literatur.

- Adametz, L., Die biologische und züchterische Bedeutung der Haustierrärbung. Jahrb. d. landwirtschaftl. Pflanzen- und Tierzucht. II. 1905.
- Die Variationstypen der Karakulrasse. Mitt. d. landwirtschaftl. Lehrkanzeln f. Bodenkultur, Wien. Bd. I. 1912.
- Studien über die Mendelsche Vererbung der wichtigsten Rassenmerkmale der Karakulschafe bei Reinzucht und Kreuzung mit Rambouillets. Bibliotheca genetica. Bd. I. 1917.
- Bateson, W., Mendels Vererbungstheorien. Deutsch von A. Winkler. Leipzig und Berlin 1914.
- Bellonii, Petri, Cenomani plurimarum singularium et memorabilium rerum in Graecia, Asia, Aegypto, Judaea, Arabia, aliisque exteris Prouinciis ab ipso conspectarum observationes, tribus libris expressae I. Antuerpiae 1589.
- Bohm, J., Die Schafzucht nach ihrem jetzigen rationellen Standpunkt. II. Teil. Berlin 1878.
- Brehms Tierleben. IV. Auflage, Säugetiere. IV. Bd. Leipzig und Wien 1916.
- Buffon, Naturgeschichte der vierfüßigen Tiere. Deutsch durch B. Chr. Otto. IX. und X. Bd. Berlin 1784.
- Burr, A., Über die Eigenschaften und die Verwertung der Schafmilch. Molkereizeitung 1907.
- Desmarest, M. A. G., Mammalogie ou description des espèces de Mammifères. Première partie. Paris 1820.
- Dettweiler, Einige landwirtschaftliche Bilder aus Serbien, zumeist aus dem Sandschak Novipazar. D. landw. Presse. 1915. XXXXII. Jahrg.
- Reiseerinnerungen aus Serbien. Fühlings landwirtschaftl. Zeitg. 1916. LXV. Jahrg.
- Die Schafzucht in den Occupationsländern. Wiener landwirtschaftl. Zeitg. 1898.
- Die Zucht von bucharischen Fettschwanzschafen in Bosnien. Wiener landwirtschaftl. Zeitg. 1898.
- Donner, S., Das Zackelschaf in Lika-Krbava.
- Dürst, J. U. und Gaillard, C., Studien über die Geschichte des ägyptischen Hauschafes. Recueil de Travaux relatifs à la philologie et à l'archéologie égyptiennes et assyriennes. Paris 1902. 24. Jahrg.
- Erxleben, Chr., Systema regni animalis. Classis I. Mammalia Lipsiae. 1777.
- Fitzinger, L. J., Wissenschaftlich-populäre Naturgeschichte der Säugetiere. Wien 1860.
- Bilderatlas zur wissenschaftlich-populären Naturgeschichte der Wirbeltiere. Wien 1867.
- Über die Rassen des zahmen Schafes. II. Abt. Sitzungsber. der mathematisch-naturwissenschaftlichen Klasse der kaiserlichen Akad. d. Wissenschaften. Wien 1860.
- Frölich, G., Die Zucht des Karakulschafes im Tierzuchtinstitut der Universität Halle. Tierzüchter 1920.
- Germershausen, C. F., Das Ganze der Schafzucht nach Theorie und Erfahrung, neu bearbeitet von Fr. Pohl. 3. Aufl. I. Teil. Leipzig 1818.
- Giebel, C. G., Die Naturgeschichte des Tierreiches. I. Bd. Die Säugetiere. Leipzig 1859.
- Golf, A., Die Zucht des Karakulschafes. Tropenpflanzer. XVII. Jahrg. 1913.
- Güldenpfennig, K., Studien über die Beschaffenheit der Wolle von reinblütigen Schafen und Somalikreuzungen. Halle 1914. Inaug.-Diss.



- Haecker, V. und Kuttner, O., Über Kaninchenkreuzungen II.; zur Frage der Unreinheit der Gameten. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbungsl. XIV. Bd. 1915.
- Haecker, V., Entwicklungsgeschichtliche Eigenschaftsanalyse (Phänogenetik). Jena 1918.
- Haumann, G. H., Die Schafzucht in ihrem ganzen Umfange. Weimar 1839.
- Herzog, O., Die Schafzucht in Ungarn, Ursachen ihres Verfalls und Mittel zu deren Hebung. Wien 1883.
- Heyne, J., Großes Handbuch der Schafzucht nach neuzeitlichen Grundsätzen. Leipzig 1916.
- Holdefleiss, P., Objektive Beurteilung der Wollqualität. Versammlungen der deutschen Ges. f. Züchtungskunde in der großen landwirtschaftlichen Woche in Berlin, Frühjahr 1921; in Landwirtschaftliche Tierzucht. 1921. Jahrg. 25.
- Johannsen, W., Elemente der exakten Erblchkeitslehre. 2. Auflage. Jena 1913.
- Keller, C., Die Abstammung der ältesten Haustiere. Zürich 1902.
- Kovácsy, B., Der heutige Stand der ungarischen Schafzucht. Internat. Agrartechnische Rundschau. 1913.
- Korth, J. W. D., Das Schaf und die Schafzucht in allen ihren Zweigen. Berlin 1825.
- Körte, A., Das deutsche Merinoschaf; seine Wolle, Züchtung, Ernährung und Pflege. Breslau 1862.
- Kowács, J., Milchleistung und Wollschurprüfung an Milchschaafen in Ungarn. Kiserletügyi Közlemények (Mitt. der ungar. landwirtschaftl. Versuchsstationen). 18. Bd. Heft 5—6. Budapest 1915; zitiert in internat. Agrartechnische Rundschau 1916.
- Lang, A., Experimentelle Vererbungslehre in der Zoologie seit 1900. 1. Hälfte. Jena 1914.
- Lehmann, C., Gesammelte Schriften. 2. Bd. Berlin 1920.
- Linné, Systema naturae Holmiae. 1766. T. I.
- Macalik, B., Morphologisch-mikroskopisches Studium der Schafwolle als Hilfsmittel zur Beurteilung der Rassenreinheit der Schafe. Jahrb. f. Tierzucht. 5. Jahrg. 1910.
- Malsburg, v. d., Die Pelzschafe in Galizien. Österreichische Molkereizeitg. Nr. 8—10. 1909, zitiert im Jahrb. f. Tierzucht, 5. Jahrg. 1910.
- May, G., Die Wolle, Rassen, Züchtung, Ernährung und Benutzung des Schafes. Breslau 1868.
- Mehmedbašić, Mahmut, Mitt. der landwirtschaftlichen Lehrkanzeln der K. K. Hochschulen für Bodenkultur. 1913.
- Mentzels Schafzucht. 3. Auflage. Berlin 1892.
- Nathusius, H. v., Vorträge über Schafzucht. Berlin 1880.
- Nathusius, J. v., Kreuzung von amerikanischem Bison und Hausrind. Deutsche landwirtschaftl. Presse 1904.
- Der Haustiergarten und die dazu gehörigen Sammlungen im landwirtschaftlichen Institut der Universität Halle. Hannover 1912.
- Nathusius, W. v., Das Wollhaar des Schafes in histologischer und technischer Beziehung mit vergleichender Berücksichtigung anderer Haare und der Haut. Berlin 1866.
- Über Haar-Formen und Farben von Equiden, namentlich bei Bastarden. Landwirtschaftl. Jahrb. 1897.
- Nehring, Über die Abstammung unserer Haustiere. Jahresber. und Abhandl. d. Naturforsch. Vereins Magdeburg 1885.
- Plate, L., Vererbungslehre. Leipzig 1913.

- Puteani, E. v., Die Schafzucht und ihre wirtschaftliche Bedeutung nach dem Weltkriege. Handelsmuseum in Wien 1919.
- Reinhardt, L., Kulturgeschichte der Nutztiere. München 1912.
- Richter, R., Resultate einer Shropshire-Zackelkreuzung. Wiener landwirtschaftl. Zeitg. 1879.
- Rodiczy, E. v., Die Schaf- und Schweinehaltung. Handbuch der gesamten Landwirtschaft, herausgeg. v. Th. Freiherr von der Goltz. Tübingen 1890. III. Bd.
- Karakul-Zackel-Kreuzungen in Nagybugacz. Wiener landwirtschaftl. Zeitg. 1911.
- Das ungarische Flachlandzackelschaf. Wiener landwirtschaftl. Zeitg. 1913.
- Das Kupreßer Zackelschaf. Wiener landwirtschaftl. Zeitg. 1913.
- Das Zigayaschaf. Zeitschr. f. Schafzucht 1913.
- Ein bemerkenswerter Zackelschaftyp. Zeitschr. f. Schafzucht 1913.
- Ungarns Schafzucht in der Neuzeit. Zeitschr. f. Schafzucht 1913.
- Das Zackelschaf der Vlačić-Planina. Wiener landwirtschaftl. Zeitg. 1914.
- Rostafinski, J., Die Tierzucht Ungarns. Wien 1912.
- Schinz, H. R., Naturgeschichte und Abbildungen der Säugetiere. Zürich 1824.
- Schmidt, G. F., Die Schafzucht und Wollkunde für Schafzüchter und Landwirte. Stuttgart 1860.
- Schreber, v. und Wagner, Die Säugetiere und Abbildungen nach der Natur mit Beschreibungen. 5. Teil. Erlangen 1836.
- Schwarz, L., Die Landwirtschaft des Komitats Torontál, insbesondere seines nördlichen Teiles auf Grund der Klima- und Bodenverhältnisse. Kühnarchiv IV. 1914.
- Tänzer, E. und Spöttel, W., Das Zackelschaf unter besonderer Berücksichtigung der Zuchten des landwirtschaftlichen Institutes der Universität Halle. Vorläufige Mitteilung. Tierzüchter 1921. II. Jahrg.
- Tilesius, Unsere zahme Hausziege und der Ziegenbock und wer ihre Stammväter gewesen. 2. Abt. Isis 1835.
- Ungarisches Zackelschaf (Fragekasten). Wiener landwirtschaftl. Zeitg. 1901.
- Völtz, W.<sup>1)</sup>, Über Schafzucht und Wollkunde. Zeitschr. f. Schafzucht. 1921.
- Wagner, L. v., Erfreuliche Fortschritte der Schafzucht in Ungarn. Jahrbuch der Viehzucht von W. Janke und A. Körte. Breslau 1867.
- Wilkens, M., Grundsätze der Haustierte. Neubearbeitet von J. U. Dürst. Leipzig 1905.
- Zorn, W., Haut und Haar als Rasse- und Leistungsmerkmal in der landwirtschaftlichen Tierzucht. 48. Flugschrift der Ges. f. Züchtungskunde. 1919.

<sup>1)</sup> Während des Druckes vorliegender Arbeit erschienen.

# Vererbungsstudien an *Dianthus barbatus* L.

Teil I.

Von **F. A. Lilienfeld**, Dahlem, Kaiser-Wilhelm-Institut für Biologie.

(Hierzu Tafel 1 und 2.)

(Eingegangen am 1. Mai 1921.)

Das Ausgangsmaterial lieferte eine Samenprobe von Haage und Schmidt, welche die Bezeichnung *Dianthus barbatus* var. *albus* trug. Der aus ihr gezogene Bestand war ein buntes Gemisch von weiß und farbig blühenden Pflanzen, welche sowohl in bezug auf den Farbton wie auf das auf den Petalen auftretende Zeichnungsmuster eine recht große Mannigfaltigkeit darboten. Auch sonst traten Unterschiede auf: im Wuchs, in Blattform, in der Intensität des Blattgrüns, im Anthokyan-gehalt, in der Blütenfüllung usw. Zunächst wurde besondere Aufmerksamkeit auf die Färbung und die durch charakteristische Verteilung des Farbstoffs geprägte Zeichnung der Petalenoberfläche gelenkt und es wurden im Jahre 1916 von den farbigen Pflanzen zwecks Isolierung und Selbstbestäubung mehrere ausgewählt, die für eine Vererbungsanalyse verlockend zu sein schienen; sie gehörten fast alle dem von mir als *versicolor* benannten Typus an, d. h. sie besaßen die Eigenschaft, die Blütenfarbe im Laufe der Entwicklung mit dem zunehmenden Alter der Blüte durch zunehmende Anreicherung des Farbstoffs zu verändern. Das Anfangsstadium solcher Blüten (d. h. unmittelbar nach der Entfaltung der Blüte) unterscheidet sich oft ganz auffallend von dem Endstadium (d. h. alte, aber noch nicht welke Blüte), zu dem eine Reihe Zwischenstadien überleiten. Die auffallendsten Fälle solcher Umfärbung liefern Pflanzen, bei welchen im Anfangsstadium die Petalen keine oder wenig Färbung aufweisen; sie sind dann meistens an der Unterseite rötlich angelaufen, ihre Oberseite ist  $\pm$  weiß, mit oder ohne Zeichnung, Fleckung, Streifung, die in verschiedenem Grade ausgebildet sein können. Für dieses Stadium

ist die ungleichmäßige, zufällige Verteilung des Farbstoffs charakteristisch, soweit er in demselben überhaupt vorkommt, abgesehen von dem Zeichnungsmuster der sogenannten Ringzone, welches, wie z. B. die Netzzeichnung (Fig. 3a) durch ganz bestimmte Lokalisierung des Farbstoffs zustande kommt. In den folgenden Stadien tritt infolge einer successiven Anthokyananreicherung eine Zunahme der Färbung ein, die entweder ziemlich gleichmäßig auf der ganzen Petalenoberfläche gleichzeitig vor sich geht oder zunächst in zahlreichen lokalen, regellos verteilten Streifen und Flecken auftritt, die erst allmählich zusammenfließen und sich so dem homogen gefärbten Endstadium nähern. Inwiefern dieses verschiedene Verhalten genotypisch bedingt ist, kann vorläufig nicht entschieden werden. Nach der allmählich erfolgten Umfärbung bietet das Endstadium das Bild einer homogenen, intensiven Färbung dar (die Zeichnung der Ringzone, soweit sie die Netzstruktur hatte, ist dann noch oft, wenn auch mehr oder weniger verwischt, zu erkennen). Der zu einem Knäuel gedrängte cymöse Blütenstand enthält in voller Blüte alle Stadien nebeneinander und bietet ein buntes, eigenartig anmutendes Gemisch von verschiedenen Färbungen dar, von fast weiß bis intensiv rot, deren Zusammenhang nicht gleich ersichtlich ist. Außer diesen auffallenden *versicolor*-Typen kommen auch solche vor, bei welchen diese Eigenschaft nicht in so auffälliger Form ausgeprägt ist; bei diesen sind bereits die Anfangsstadien intensiv und homogen (abgesehen von einem eventuell vorkommenden Zeichenmuster) gefärbt, die Endstadien unterscheiden sich von denselben nur durch dunklere Färbung, die aus einer successiven Nachdunkelung der Anfangsfärbung resultiert.

Die ausgewählten, farbig blühenden Pflanzen wurden mit Hilfe von Pergaminsäcken isoliert und künstlich selbstbestäubt; auf dieselbe Art wurden mehrere weiße Pflanzen behandelt, außerdem wurden Kreuzungen vorgenommen, sowohl zwischen farbigen und weißen Pflanzen, wie auch zwischen den letzteren untereinander.

Einige Ergebnisse dieser Untersuchungen sollen im folgenden mitgeteilt werden.

## Versuchsserie I.

### Einleitung.

Die Ausgangspflanze war die Pflanze C (Fig. 1a u. b); dieselbe gehört dem Typus *versicolor* an. Anfangsstadien: Petalen an der Unterseite rötlich angelaufen, die Oberseite entweder fast rein weiß (kann

hier und da auch angelaufen sein) oder mit feinen roten Adern in der Ringzone, die sich hier und da zu einer zarten, undeutlichen Netzzeichnung gruppieren. Das Erscheinen derselben scheint von äußeren, insbesondere Beleuchtungsverhältnissen sehr abhängig zu sein. Infolgedessen kann sie in sehr verschiedenem Maße realisiert werden. Nach allmählich erfolgter Umfärbung sind die Endstadien homogen und intensiv rot gefärbt mit einem Stich ins Blau (Fig. 1b). Die Petalen sind an der Oberseite behaart, die Behaarung ist in der Ringzone am dichtesten, nimmt dann nach oben und nach unten ab; das obere Drittel des Petalenareals sowie der untere zungenförmige Teil sind kahl. Die Haare machen die Umfärbung der ganzen Blüte mit, von weiß oder rötlich im Anfangsstadium angefangen, je nachdem sie weißen oder gefärbten Stellen der Ringzone entspringen, bis zu einem intensiven Rot der Endstadien. Die Hoch- und Kelchblätter sind wie bei allen *versicolor*-Formen anthokyan-reich und lebhaft rot gefärbt. Blüte einfach, Wuchs normal.

### Blütenfüllung und *Versicolor*-Eigenschaft.

Versuche 17,2 und 19,2. Beide Versuche stellen die Nachkommenschaft der selbstbestäubten Pflanze C dar: 17,2 blühte im Jahre 1918, 19,2 im Jahre 1920. Alle Pflanzen der beiden Versuche hatten normalen Wuchs: einzelne sind als besonders kräftig und hochwüchsig notiert worden. Die Nachkommenschaft einer solchen Pflanze ist gleichfalls als besonders hochwüchsig aufgenommen worden.

Die Füllung ist bei *Dianthus barbatus* durch teilweise bis vollkommene Umwandlung der Androeceumglieder in Petalen hervorgerufen, die im letzteren Falle in rein weiblichen Blüten mit 15 Petalen resultiert. Die Zahl der umgewandelten Staubblätter ist variabel und ändert sich auch im Laufe der Blütezeit einer einzelnen Pflanze, indem sie gegen das Ende der Blütezeit kleiner wird, so daß die Gefahr der Selbstbestäubung (die Summe der umgewandelten und der  $\pm$  normalen Staubblätter ist in der Regel gleich 15) bei Isolierungen immer vorhanden ist. Selten wurden Fälle beobachtet, in denen infolge von im Androeceum eingetretenen Teilungen die Petalenzahl 15 überschritten wurde. In bezug auf die Füllungs- und *Versicolor*-Eigenschaft ist deutliche Spaltung aufgetreten, für jede dieser beiden Eigenschaften für sich im monohybriden Verhältnis 3:1, mit Dominanz von einfach über gefüllt und *versicolor* über *nicht versicolor*. Wenn mit E und M die Faktoren für einfache Blüte und *versicolor* bezeichnet werden, wird die Pflanze C in bezug auf dieselben durch die Formel EeMm repräsentiert. Es war schon

bei oberflächlicher Betrachtung auffallend, daß die einfach blühenden Pflanzen im Jahre 1918 bis auf eine *versicolor*, die gefüllten fast alle, ebenfalls bis auf eine, *nicht versicolor* waren. Der Verdacht einer hohen Koppelung zwischen den Faktoren E und M lag nahe und wurde durch die weiteren Untersuchungen vollkommen bestätigt, wie auch aus folgenden Zahlen ersichtlich ist.

Versuch 17,2: einfach <i>versicolor</i>	71
„ <i>nicht versicolor</i>	1
gefüllt <i>versicolor</i>	1
„ <i>nicht versicolor</i>	27

$r = + 0,9504 \pm 0,0097$  (der Korrelationskoeffizient  $r$  ist hier wie in folgenden Fällen mit Hilfe der Bravaisschen Formel ermittelt).

Es können nach dem üblichen Brauch folgende Zahlenverhältnisse in der Gametenbildung angenommen werden:

60 ME : 1 Me : 1 mE : 60 me

	Die auf dieser Grundlage berechneten Zahlen	Gefundene Zahlen
einfach <i>versicolor</i>	74,19	71
einfach <i>nicht versicolor</i>	0,81	1
gefüllt <i>versicolor</i>	0,81	1
gefüllt <i>nicht versicolor</i>	24,19	27

Mithin eine ganz gute Übereinstimmung, die aber in Anbetracht der kleinen Individuenzahl auch nur zufällig sein kann.

Versuch 19,2: einfach <i>versicolor</i>	131
einfach <i>nicht versicolor</i>	2
gefüllt <i>versicolor</i>	4
gefüllt <i>nicht versicolor</i>	35

$r = + 0,8993 \pm 0,0146$

Aus dem Versuche 17,2 wurden mehrere Pflanzen isoliert und selbstbestäubt: ihre Nachkommenschaft wurde im Jahre 1920 untersucht. Bevor auf das Verhalten der anderen Eigenschaften eingegangen wird, sollen die Zahlenverhältnisse, die in diesen Versuchen für die Koppelung zwischen M und E gewonnen wurden, angeführt werden.

Versuch 19,203 umfaßt die Nachkommenschaft der Pflanze 27/5 aus dem Versuche 17,2. Dieselbe war in bezug auf M und E heterozygot, also EeMm.

einfach <i>versicolor</i>	50
einfach <i>nicht versicolor</i>	4
gefüllt <i>versicolor</i>	0
gefüllt <i>nicht versicolor</i>	14
$r = + 0,7562 \pm 0,0519$	

Versuch 19,206 stellt die Nachkommenschaft der Pflanze 35/5 aus dem Versuche 17,2 dar. Dieselbe war ebenfalls in bezug auf die Faktoren E und M heterozygot, also EeMm.

einfach <i>versicolor</i>	74
einfach <i>nicht versicolor</i>	3
gefüllt <i>versicolor</i>	2
gefüllt <i>nicht versicolor</i>	23
$r = + 0,8696 \pm 0,0241$	

Wenn die vier Versuche zusammengefaßt werden, erhält man:

	einfach vers.	einfach nicht vers.	gefüllt vers.	gefüllt nicht vers.	Korrelations- Koeffizient r
Versuch 17,2 . . .	71	1	1	27	$+ 0,9504 \pm 0,0097$
„ 19,2 . . .	131	2	4	35	$+ 0,8993 \pm 0,0146$
„ 19,203 . . .	50	4	0	14	$+ 0,7562 \pm 0,0519$
„ 19,206 . . .	74	3	2	23	$+ 0,8696 \pm 0,0241$
insgesamt	326	10	7	99	

$$r = + 0,9150 \pm 0,00775$$

Die zusammenfassenden Zahlenverhältnisse stimmen mit dem vorhin angenommenen Gametenverhältnis 60 : 1 nicht gut überein:

	Berechnet	Gefunden
einfach <i>versicolor</i>	327,92	326
einfach <i>nicht versicolor</i>	3,58	10
gefüllt <i>versicolor</i>	3,58	7
gefüllt <i>nicht versicolor</i>	106,92	99

Die entscheidende Erörterung dieser Verhältnisse soll erst an der Hand größerer Zahlen sowie Kreuzungsergebnisse vorgenommen werden.

Die Bestäubungen der mmee-Pflanzen mit MmEe mißglückten leider: die Resultate einiger anderen Selbstbestäubungen und Kreuzungen stimmten mit den Annahmen, die auf Grund einer hohen Koppelung

zwischen M und E gemacht werden können, überein. Sie sollen später angeführt werden.

### Netzzeichnung, Behaarung, Endfärbung.

Die Ausgangspflanze C hatte, wie oben erwähnt, fast rein weiße Anfangsstadien mit selten zutage tretender, undeutlicher Netzzeichnung, behaarte Petalen und ein rotes Endstadium mit einem Stich ins Blau. In bezug auf alle diese Eigenschaften trat in den Versuchen 17,2 und 19,2 Spaltung ein: es traten hier Pflanzen auf, die eine so ausgeprägte Netzzeichnung wie Fig. 3 zeigten, und solche, die keine Spur einer solchen aufwiesen wie Fig. 2, dazwischen gab es eine Reihe Übergänge, die Pflanzen umfaßten, welche eine mehr oder weniger deutliche, verschwommene, oft nur gelegentliche Netzzeichnung hatten: dieselbe konnte nur in einzelnen Blüten, Petalen oder Petalenteilen auftreten, ähnlich wie bei der Ausgangspflanze C. Die Variabilität dieses Merkmals war sehr groß infolge seiner Empfindlichkeit gegen den Wechsel der äußeren, wohl hauptsächlich Beleuchtungsverhältnisse: eine Pflanze, die bei der ersten Aufnahme als „mit verschwommener Netzzeichnung“ notiert wurde, konnte bei der nächsten Aufnahme keine Spur einer solchen zeigen und umgekehrt, wodurch das Unterscheiden der beiden Alternativen unsicher wurde. Wie mehrere Selbstbestäubungsversuche zeigten, wird die Netzzeichnung in heterozygotem Zustande stark unterdrückt und tritt daselbst oft nur sporadisch auf: infolge dieses labilen Verhaltens ist es recht schwer, die Heterozygoten  $N_1 n_1$ <sup>1)</sup> von den zeichnungslosen  $n_1 n_1$  Homozygoten in allen Fällen sicher zu unterscheiden. Es muß hier betont werden, daß auch die  $N_1 N_1$ , Netzzeichnung aufweisenden Homozygoten sehr variabel sind, eine richtige Beurteilung des Vorkommens der Netzzeichnung als solcher ist da aber immer sicher.

Um ein Bild über die Unsicherheit der auf reiner Inspektion beruhenden Beurteilung zu geben, sollen die Zahlen für 17,2 (im Jahre 1918 aufgenommen) und 19,2 (im Jahre 1920 aufgenommen) angeführt werden, und zwar von zweierlei Gesichtspunkten aus: Zunächst sollen unter I die vermutlichen  $N_1 N_1$ -Homozygoten den vermutlichen  $N_1 n_1$ -Heterozygoten +  $n_1 n_1$ -Homozygoten gegenübergestellt werden: unter II sollen wiederum die vermutlichen  $N_1 N_1$ -Homozygoten + vermutliche  $N_1 n_1$ -Heterozygoten den als  $n_1 n_1$ -Homozygoten aufgenommenen zeichnungslosen Pflanzen gegenübergestellt werden.

<sup>1)</sup>  $N_1$  = Hauptfaktor für Netzzeichnung.



	Vers. 17,2	Vers. 19,2
I mit deutlicher Netzzeichnung = vermutlich $N_1N_1$ -Homozygoten	17	47
Mit $\pm$ undeutlicher Netzzeichnung bis weiß ohne Netzzeichnung = vermutliche $N_1n_1$ -Heterozygoten + $n_1n_1$ -Homozygoten	54	84
II Mit Netzzeichnung, soweit sie fest- stellbar war = vermutliche $N_1N_1$ - Homozygoten + vermutliche $N_1n_1$ - Heterozygoten	27	96
Ohne eine Spur von Netzzeichnung = vermutliche $n_1n_1$ -Homozygoten	44	35

Im Jahre 1918 ist die Netzzeichnung im allgemeinen, wohl infolge besonderer Entwicklungsbedingungen nur wenig ausgeprägt gewesen, infolgedessen ergibt für 17,2 nur die Zusammenstellung I ein richtig anmutendes Resultat; im Jahre 1920 ist sie im allgemeinen viel deutlicher realisiert gewesen, daher ergibt wieder für 19,2 die Zusammenstellung II ein verständliches Zahlenverhältnis.

Noch schwerer war es unter den gefüllten, *nicht versicolor*-Pflanzen festzustellen, vor allem, ob hier überhaupt eine Netzzeichnung vorkommt; es konnte bei denselben eine eigenartige, ganz zerteilte, etwas gespritzte Zeichnung beobachtet werden, (Fig. 4), die aber anders aussah wie die Netzzeichnung der einfachen *versicolor*-Pflanzen, auch im undeutlichen, verschwommenen Zustand; sie wurde vorläufig mit dem Namen „Füllungszeichnung“ bezeichnet. Die Vermutung, daß es sich hier um eine veränderte Netzzeichnung handelt, wurde später bestätigt. —

Wie oben erwähnt wurde, können die Petalen ganz kahl sein oder eine charakteristische Behaarung aufweisen. Zwischen den beiden Alternativen behaart — kahl ist es meistens ganz leicht zu unterscheiden. Es fiel auf, daß die Behaarung insofern an das Auftreten der Netzzeichnung gebunden war, daß alle Pflanzen mit  $\pm$  starker, deutlich ausgeprägter Netzzeichnung behaart und nur vereinzelte Pflanzen mit Netzzeichnung, die dann aber immer als sehr schwach, verschwommen notiert wurde, kahl waren: unter den Pflanzen ohne Netzzeichnung traten sowohl behaarte wie kahle Pflanzen auf, die letzteren immer in überwiegender Zahl, aber in einem sehr schwankenden Verhältnis zu der Zahl der behaarten. Die Korrelation war sehr deutlich und es wurde anfangs an eine sehr hohe Koppelung zwischen dem Netzzeichnungs-

und Behaarungsfaktor gedacht. Eine eingehende Überlegung der Tatsachen bewog aber, wenigstens vorläufig, zu einer anderen Interpretation. Es sollen einige, die beiden Merkmale betreffenden Zahlenverhältnisse angeführt werden:

Versuch 19,2: einfach blühend

$\pm$  starke, bis noch eben sichtbare Netzzeichnung, behaart 85

sehr schwache, verschwommene Netzzeichnung, kahl 3

keine Netzzeichnung behaart 12

keine Netzzeichnung kahl 20

derselbe Versuch, gefüllt blühend<sup>1)</sup>

Füllungszeichnung behaart 23

sehr schwache Füllungszeichnung kahl 2

keine Füllungszeichnung behaart 1

keine Füllungszeichnung kahl 10

oder Versuch 19,207:

$\pm$  starke, bis noch eben sichtbare Netzzeichnung, behaart 54

sehr schwache Netzzeichnung kahl 3

keine Netzzeichnung behaart 0

keine Netzzeichnung kahl 22

Zahlenverhältnisse, die mit einer gewöhnlichen Koppelung gar nicht übereinstimmen, liefert eine andere Zusammenstellung der Nr. 19,2, in die eine sonst unberücksichtigte Parzelle (deren Pflanzen zum größten Teile nicht zur Blüte kamen) mit eingezogen wurde:

$\pm$  starke, bis noch eben sichtbare Netzzeichnung, behaart 120

sehr schwache, verschwommene Netzzeichnung, kahl 3

keine Netzzeichnung behaart 24<sup>2)</sup>

keine Netzzeichnung kahl 33

<sup>1)</sup> Daß die gefüllt blühenden hier ein „besseres“ Resultat ergeben, ist reiner Zufall; meistens ist es gerade diese Gruppe, in der die meisten ohne Netzzeichnung behaarten Pflanzen notiert werden, was auch verständlich ist.

<sup>2)</sup> Die sonst unberücksichtigt gebliebene Parzelle, welche die vielen zeichnungslosen, behaarten (vergl. obige Zusammenstellung) Pflanzen lieferte, ist unter anderen Bedingungen wie die Hauptversuche aufgewachsen, da sie erst im Herbst 1919 ausgepflanzt wurde; darin ist wohl die Ursache des abweichenden Verhaltens zu suchen, wie auch der Erscheinung, daß sie nur zum geringen Teil zur Blüte kam.

Die Zahlen mahnen zur Vorsicht in der Annahme einer Koppelung und erwecken vor allem den Verdacht, daß die starke Unterdrückung der Netzzeichnung im heterozygoten Zustande, verbunden mit einer großen Labilität und oft nur gelegentlichem Realisiertwerden dieses Merkmals die Sicherheit der Bestimmungen in bezug auf das Vorhandensein der Netzzeichnung als solcher auch im Jahre 1920, in der sie im allgemeinen gut ausgeprägt war, gefährdete: ihr Vorkommen konnte einerseits übersehen, andererseits (das allerdings meist viel seltener, wie auch aus den Zahlen erfolgt) durch entsprechende Strichelung und Fleckung in der Ringzone, vorgetäuscht werden. Wenn Resultate von Versuchen herangezogen werden, in denen die Nachkommenschaft mehrerer fast oder rein weißer behaarter und kahler Pflanzen untersucht wurde (einige solcher Versuche werden zum Schluß angeführt), sieht man, daß die Nachkommenschaft solcher Pflanzen, soweit sie kahl waren, nie eine Netzzeichnung hatte: solche Pflanzen dagegen, die behaart und entweder wie Pflanze A keine Netzzeichnung (A hatte weiße Petalen mit rötlich gefärbten „Mittel- und Seitenstrichen“) oder wie Pflanze  $w_1$  selten und sporadisch Spuren einer solchen zeigten, spalteten immer unter den Nachkommen solche mit deutlicher Netzzeichnung ab. Auf Grund dessen scheint es hier bis auf weiteres ratsam zu sein, die pleiotrope Wirkung eines Faktors anzunehmen, der sowohl die Netzzeichnung wie die Behaarung bewirkt, wofür auch die Parallelität in den Intensitäten dieser beiden Merkmale spricht, die in dem Versuche 19,11 sehr weitgehend ist (Seite 235): es wird am einfachsten sein, diese Wirkung einem Netzzeichnungsfaktor zuzuschreiben (es könnte natürlich auch von absoluter Koppelung gesprochen werden, womit aber in diesem Falle nichts weiter gesagt wird). Selbstverständlich muß bei weiteren Versuchen die Möglichkeit einer hohen Koppelung im Auge behalten werden: diese Frage kann nur durch die Nachkommenschaftsanalyse gelöst werden, besonders wenn man bedenkt, daß bei einer hohen Koppelung die seltenen Fälle von mit Netzzeichnung verbundenem Mangel an Behaarung in relativ weitaus überwiegender Zahl in bezug auf den Netzzeichnungsfaktor heterozygot sein müssen, also durch Pflanzen mit  $\pm$  schwach ausgeprägter Netzzeichnung repräsentiert werden. Vorläufig können wir die genotypische Bedingtheit der Netzzeichnung und Behaarung so ausdrücken, daß wir einen Hauptfaktor für Netzzeichnung  $N_1$  annehmen, der die Netzzeichnung und Behaarung überhaupt bewirkt; ferner muß noch ein Nebenfaktor für Netzzeichnung angenommen werden,  $N_2$ , der in Anwesenheit von  $N_1$  die für die einfach blühenden *versicolor*-Pflanzen charakteristische

Netzzeichnung bewirkt (im heterozygoten Zustande wird er geschwächt) und mit dem M-Faktor (*versicolor*-Faktor) absolut gekoppelt ist. Alle gefüllt blühenden *nicht versicolor*-Pflanzen sind  $mmn_2n_2$ , dadurch kommt ihre spezifische Füllungszeichnung zustande, wenn sie den Faktor  $N_1$  einfach oder doppelt enthalten. Man könnte auch hier zunächst an eine pleiotrope Wirkung des M-Faktors denken, die Verhältnisse in anderen Versuchsreihen sprechen aber zugunsten der Annahme eines besonderen Faktors. —

Die dritte hier in Frage stehende Eigenschaft war die Färbung der Endstadien: es konnte deutlich zwischen roter und violetter Endfärbung unterschieden werden. Die in dieser Beziehung heterozygoten Pflanzen, wie die Ausgangspflanze C und die weiter unten zu erwähnenden Pflanzen 39/1 und 24/1, hatten ein rotes Endstadium, die Pflanze C ist als rot mit einem Stich ins Blau notiert worden. Die Nachkommenschaften dieser Heterozygoten enthielten Pflanzen mit sicher roter und solche mit sicher violetter Endfärbung — dazwischen eine ganze Reihe kontinuierlicher Übergänge, die in zwei Gruppen eingeteilt wurden, von denen die eine mit „violett-rot“ (d. h. rot mit Beimengung von violett), die andere mit „rot-violett“ (d. h. violett mit Beimengung von rot) bezeichnet wurde. Das Merkmal scheint zumindest so variabel zu sein wie das der Netzzeichnung. Die Bestimmungen der Kategorien „rot“ (die dominierenden Homozygoten + teilw. Heterozygoten umfassend) und „violett“ (die rezessiven Homozygoten enthaltend), sind meistens sicher. Die beiden anderen Kategorien dagegen, welche diese beiden Extreme durch gleitende Übergänge verbinden, enthalten Pflanzen, die zu allen drei Gruppen gehören können, und sind somit eine Quelle irrümlicher Bestimmungen. Auf Grund der vorliegenden Zahlenverhältnisse kann man annehmen, daß die meisten „violett-roten“ Pflanzen Heterozygoten, die meisten „rot-violetten“ rezessive Homozygoten sind: es gibt aber sicher Fälle, in denen viele von den „rot-violetten“ heterozygotische Natur haben. Bei den vorläufigen Zusammenstellungen wurde diesen Umständen Rechnung getragen. Dafür, daß die Bestimmungen oft mit dem angenommenen Genotypus nicht übereinstimmen und rein phänotypische Erscheinungen zu Grunde haben, sprechen die schwankenden Zahlenverhältnisse, die man in verschiedenen Versuchsreihen erhält — sie können nur durch eine Nachkommenschaftsprüfung sichergestellt ev. korrigiert werden. Eine Annahme von mehreren homomeren Farbfaktoren, die bei dem Anblick dieser kontinuierlichen Übergangsserie von rot bis violett naheliegend war, konnte schon ange-

sichts dessen, daß die Zahl der rezessiven violetten Pflanzen ca.  $\frac{1}{4}$  der Gesamtzahl betrug, nicht aufrecht erhalten werden. Es wird somit bis auf weiteres eine monohybride Spaltung angenommen<sup>1)</sup> mit einem Rot-Faktor R — alle rr *versicolor*-Pflanzen blühen violett, alle, die R einfach oder doppelt enthalten,  $\pm$  rot ab; sowohl Homo- wie Heterozygoten sind sehr variabel, wodurch eine kontinuierliche Reihe von Übergängen gebildet wird, in der als einziger Prüfstein für die zweifelhaften Fälle die Nachkommenschaftsanalyse bleibt.

Es zeigte sich nun, daß zwischen der Netzzeichnung und Endfärbung eine deutliche Korrelation bestand in dem Sinne, daß unter den zeichnungslosen, kahlen Pflanzen die violetten stark überwogen, während die eine Netzzeichnung aufweisenden, behaarten, überwiegend rot waren. Leider stehen hier bis jetzt keine großen Zahlen zur Verfügung. (Die Nr. 17,2 wurde diesbezüglich zu spät und nur teilweise aufgenommen; die Aufnahme des Hauptversuchs 19,2 weist in der Hinsicht viele Fehlbestimmungen auf, so daß diese beiden Versuche, trotzdem sie eine Korrelation zwischen Netzzeichnung und Endfärbung deutlich ausdrücken, einer zahlenmäßigen Behandlung nicht unterzogen werden können). Immerhin ergaben zwei Versuche einigermaßen klare Resultate — diese waren:

Versuch 19,207. Er umfaßt die Nachkommenschaft der selbstbestäubten Pflanze 39/1 (eine Pfl. aus dem Versuch 17,2)). Sie blühte einfach, und war *versicolor*, mit roten Endstadien. Die Netzzeichnung der Anfangsstadien war sehr variabel, schwach oder gar keine, konnte aber gelegentlich ganz deutlich werden. Die Nachkommenschaft war einfach blühend, *versicolor*. In bezug auf die Netzzeichnung herrschte eine große Mannigfaltigkeit, ähnlich wie in den Hauptversuchen 17,2 und 19,2. Die Zahlenverhältnisse waren folgende:

$\pm$ deutliche Netzzeichnung bis noch eben sichtbare (behaart!),	rot 58
(sichere) Netzzeichnung (behaart!),	violett 1
keine Netzzeichnung (kahl!),	rot 5
keine Netzzeichnung (kahl!),	violett 16 <sup>2)</sup>
$r = + 0,8004 \pm 0,0402.$	

<sup>1)</sup> Allem Anscheine nach kommen hier Nebenfaktoren vor, welche die Intensität der Färbung beeinflussen und die Bestimmungen erschweren; vorläufig kann darauf nicht eingegangen werden.

<sup>2)</sup> Drei Pflanzen dieser Gruppe sind als mit verwaschener Netzzeichnung, kahl, aufgenommen worden.

Versuch 19,215 stellt eine Kreuzung zwischen zwei in den Faktoren  $N_1$  und  $R$  heterozygoten Pflanzen dar (der Versuch wird weiter unten ausführlich erörtert), mit folgenden Zahlenverhältnissen:

Netzzeichnung (behaart),	rot	56
(schwache) Netzzeichnung! <sup>1)</sup> (behaart),	violett	3
keine Netzzeichnung! (kahl),	rot	2
keine Netzzeichnung (kahl),	violett	20 <sup>2)</sup>
$r = + 0,8466 \pm 0,0315.$		

für beide Versuche zusammen  $r = + 0,8225 \pm 0,0255.$

Auf Grund vorhergehender Ausführungen kann vorläufig die genotypische Zusammensetzung der Ausgangspflanze C in bezug auf die in Frage stehenden Eigenschaften in den Hauptlinien folgendermaßen angegeben werden:

$$\overbrace{MmEe} \quad \overbrace{N_1 n_1} \quad \overbrace{N_2 n_2} \quad Rr$$

Die Bogen deuten die Koppelungen an — die Koppelung  $\overbrace{M-N_2}$  ist eine absolute.

Die Faktorensymbole können folgendermaßen charakterisiert werden:

$M$  = *Versicolor*-Faktor, *versicolor* dominiert über *nicht versicolor*  $m$ .

$E$  = Faktor für einfache Blüte, dominiert über gefüllt  $e$ .  $M$  und  $E$  sind miteinander gekoppelt.

$N_1$  = Hauptfaktor für Netzzeichnung und Behaarung, wird in heterozygotem Zustande  $N_1 n_1$  bedeutend in seiner Wirkung geschwächt, wobei eine deutliche Parallelität in den Intensitäten von Netzzeichnung und Behaarung zutage tritt. Pflanzen, mit der Formel  $N_1 N_1 n_2 n_2$  haben die sogenannte Füllungszeichnung.

$N_2$  = Nebenfaktor für Netzzeichnung, der die durch  $N_1$  bewirkte Zeichnung zu der für die einfach blühenden *Versicolor*-pflanzen charakteristischen Netzzeichnung macht.  $N_2$  ist mit  $M$  absolut gekoppelt.

$R$  = Rotfaktor. Alle *versicolor*  $rr$ -Pflanzen blühen violett ab, alle  $RR$ - oder  $Rr$ -Pflanzen haben mehr oder weniger rote Endfarbe. Zwischen  $R$  und  $N_1$  besteht eine, soweit es die bisherigen Zahlen zu beurteilen erlauben, hohe Koppelung.

<sup>1)</sup> Das Ausrufungszeichen bedeutet, daß hier unmittelbar Netzzeichnung ev. deren Mangel beobachtet wurde.

<sup>2)</sup> In dieser Zusammenstellung hat in zweifelhaften Fällen die Behaarung als Index für Netzzeichnung gedient, sodaß hier eigentlich unmittelbar die Korrelation Behaarung — Endfarbe festgestellt ist.

Außerdem können Verstärkungsfaktoren sowohl für Netzzeichnung wie für Endfärbung vorkommen, über die noch keine näheren Untersuchungen vorliegen.

### Selbstbestäubungs- und Kreuzungsversuche.

Es sollen noch einige Selbstbestäubungs- und Kreuzungsversuche angeführt werden; sie sind alle an den Pflanzen der Nummer 17,2 (= Nachkommenschaft der Pflanze C) durchgeführt worden.

Versuch 19,205 =  $34/2 \times 34/2$ . Die Mutterpflanze 34/2 war im Jahre 1918 die einzige, die einfach blühend und *nicht versicolor* war; sonst waren die Petalen fast weiß, bei der ersten Aufnahme als mit verschwommener Netzzeichnung, bei der zweiten Aufnahme als ohne Netzzeichnung mit Fleckung und Strichelung in der Ringzone notiert. Petalen behaart. Die Nachkommenschaft bestand aus 92 Pflanzen, die alle *nicht versicolor* und behaart waren, darunter 80 einfach und 12 gefüllt blühende. Alle Pflanzen zeigten mehr oder weniger deutlich eine Zeichnung in der Ringzone, die mit dem Namen „Füllungszeichnung“ belegt wurde. Meistens bestand sie aus Strichen und Flecken oder Streifen in der Ringzone, in wenigen Fällen konnte sie gelegentlich deutlicher werden (Fig. 4a<sub>II</sub>), wobei sie aber den Charakter der Füllungszeichnung immer beibehielt. Die kleine Zahl der gefüllten Pflanzen ist recht auffällig und unaufklärlich (die Keimung war normal: auf 150 Samen keimten 141, pikiert und ausgepflanzt wurde immer ohne Auswahl).

Genotypus der Pflanze 34/2 : mm Ee N<sub>1</sub>N<sub>1</sub>n<sub>2</sub>n<sub>2</sub> (RR?). Außerdem wurde bei 34/2 ein zwangsgedrehter Ast notiert; die Neigung zu Zwangsdrehungen war bei der Nachkommenschaft deutlich ausgeprägt.

Versuch 19,202 =  $24/4 \times 24/4$ . Die Mutterpflanze 24/4 hatte einfache Blüten, eine starke Netzzeichnung, derjenigen der Pflanze 31/1 (Fig 3) ähnlich, die zu den am stärksten gezeichneten Pflanzen in der Nummer 17,2 gehörte, behaarte Petalen und rote Endfärbung.

Die Nachkommenschaft bestand aus 56 Pflanzen, die alle einfach blühend, *versicolor* und behaart waren, mit einer starken Netzzeichnung als Typus (um den sie variierten) und mit roter Endfärbung.

Genotypus der Pflanze 24/4 : MM EE N<sub>1</sub>N<sub>1</sub> N<sub>2</sub>N<sub>2</sub> RR.

Versuch 19,204 =  $31/1 \times 31/1$ . Die Mutterpflanze 31/1 (Fig. 3a—f) hatte eine sehr ausgeprägte Netzzeichnung (die als die stärkste in der Nummer 17,2 notiert wurde, sonst wie die vorige 24/4 beschaffen).

Die Nachkommenschaft, aus 55 Pflanzen bestehend, wie bei der vorigen Nummer.

Genotypus der Pflanze 31/1 ebenfalls MM EE N<sub>1</sub>N<sub>1</sub>N<sub>2</sub>N<sub>2</sub> RR.

Versuch 19,207 =  $39/1 \times 39/1$ . Dieser Versuch wurde bereits erwähnt. Die Mutterpflanze 39/1 war *versicolor*, einfach blühend mit rotem Endstadium; die Zeichnung der Anfangsstadien war sehr variabel und wies schwache oder keine bis gelegentlich ganz deutliche Netzzeichnung auf. Petalen behaart.

Die Nachkommenschaft, aus 80 Pflanzen bestehend, spaltet in bezug auf Netzzeichnung (eo ipso Behaarung) und Endfärbung:

deutliche, bis eben sichtbare Netzzeichnung, behaart	59
keine Netzzeichnung,	kahl 21 <sup>1)</sup>
rote Endfärbung	63
violette Endfärbung	17.

Zwischen Netzzeichnung und Endfärbung besteht die bereits besprochene Koppelung (S. 217).

Genotypus der Pflanze 39/1 : MM EE N<sub>1</sub>N<sub>1</sub>N<sub>2</sub>N<sub>2</sub> Rr.

Dieser Versuch lieferte mehrere Beispiele dafür, daß zufällige Fleckung und Streifung der Ringzone eine echte Netzzeichnung vortäuschen können: mehrere Pflanzen, die bei der ersten Aufnahme als „mit verschwommener Netzzeichnung, kahl“ notiert wurden, wurden bei der zweiten Aufnahme als „ohne Netzzeichnung, mit Streifung, Fleckung, kahl“ bezeichnet. Nur drei von diesen behielten bei der zweiten Aufnahme die Bestimmung „mit verschwommener Netzzeichnung, kahl“ — wahrscheinlich war die Netzzeichnung auch in diesen Fällen nur durch zufällige Fleckung vorgetäuscht.

Versuch 19,203 =  $27/5 \times 27/5$ . Die Mutterpflanze 27/5 der Pflanze 35/5 (Fig. 2a—c) ähnlich, also einfach blühend, *versicolor*, im Anfangsstadium ohne Netzzeichnung, Petalen hier und da rötlich ange laufen, kahl, Endfärbung violett.

Die Nachkommenschaft, aus 68 Pflanzen bestehend, spaltete in 54 einfach und 14 gefüllt blühende Pflanzen mit der bereits erörterten Koppelung zwischen den Faktoren E und M (S. 210). Alle Pflanzen waren ohne Netzzeichnung, mit kahlen Petalen, das Endstadium der *versicolor*-Pflanzen war violett (3 Pflanzen als violett-rot notiert — wohl Modifikationen?)

Genotypus der Mutterpflanze 27/5 : Mm Ee n<sub>1</sub>n<sub>1</sub> N<sub>2</sub>n<sub>2</sub> rr.

<sup>1)</sup> 3 von diesen Pflanzen sind als mit verschwommener Netzzeichnung kahl aufgenommen worden.



Versuch 19,206 =  $35/5 \times 35/5$ . Die Mutterpflanze 35/5 (Fig. 2a—c) wie die vorhergehende beschaffen.

Die Nachkommenschaft, aus 102 Pflanzen bestehend, zeigt dieselbe Spaltung in einfach und gefüllt blühende (vgl. S. 211). Die Endfärbung aller *versicolor*-Pflanzen war violett bis auf eine, die als violett-rot aufgenommen wurde und wohl eine Modifikation war.

Genotypus der Pflanze 35/5 ebenfalls :  $Mm Ee n_1n_1 n_2n_2 rr$ .

### Kreuzungen.

Die als Mutterpflanzen benutzten, gefüllt blühenden Pflanzen wurden nicht kastriert; es wurden zu diesem Zwecke immer hochgradig gefüllte, d. h. solche mit möglichst weitgehender Petalodie gewählt, ferner wurde zur Zeit der Bestäubungen aufmerksam auf das Vorkommen von einzelnen Antherenbildungen kontrolliert und falls eine solche im isolierten Blütenstand gefunden wurde, wurden alle in diesem Zeitpunkt befruchtungsfähigen Blüten entfernt.

Versuch 19,209 =  $31/2 \times 449/1$ . Die Mutterpflanze 31/2 (Fig. 5) war eine hochwüchsige, stark gefüllte Pflanze, reichlich rötlich gefleckt und gestreift, bei der ersten Aufnahme als mit verschwommener Netzzeichnung (Füllungszeichnung) aufgenommen. Petalen behaart. Der Pollenlieferant 449/1 war eine weiß und einfach blühende Pflanze mit kahlen Petalen (es war eine Pflanze aus der Nachkommenschaft der Pflanze  $w_3$ , S. 236) und von normalem Wuchs.

Die Nachkommenschaft bestand aus 63 normalwüchsigen Pflanzen, die alle einfach blühend, *nicht versicolor*, fast rein weiß bis rein weiß waren (48 Pflanzen rein weiß, 7 mit rötlichen Punkten und 8 mit  $\pm$  undeutlicher, meist nur gelegentlich auftretender Füllungszeichnung) mit nur selten und dann nur gelegentlich auftretender Füllungszeichnung. Petalen bei allen Pflanzen behaart.

Genotypus der Pflanze 31/2 :  $mm ee N_1N_1 n_2n_2 RR$ .

Genotypus der Pflanze 449/1 :  $mm EE n_1n_1 n_2n_2 rr$ .

Genotypus der Nachkommenschaft :  $mm Ee N_1n_1 n_2n_2 Rr$ .

Der im Genotypus der Nachkommenschaft einmal vertretene  $N_1$ -faktor konnte hier und da eine recht schwache und verwaschene Füllungszeichnung hervorrufen.

Versuch 19,208 =  $31/2 \times 24/1$ . Die Mutterpflanze 31/2, also dieselbe wie im vorhergehenden Versuch. Der Pollenträger 24/1 war eine normalwüchsige einfach blühende *versicolor*-Pflanze, mit meist deut-

licher, aber recht zarter Netzzeichnung, mit behaarten Petalen und roter Endfärbung.

Die Kreuzung ergab 16 Pflanzen — alle hochwüchsig, einfach blühend, *versicolor*, mit behaarten Petalen und rotem Endstadium (eine als rot-violett abblühend notiert, wohl eine Modifikation in der  $Rr$ -Gruppe); 9 hatten deutliche bis starke Netzzeichnung, 7 schwache, gelegentlich auftretende oder (bei 3 Pflanzen) keine deutliche Netzzeichnung, nur Stricheln und Flecken in der Ringzone.

Genotypus von 31/2 :  $mm\ ee\ N_1N_1\ n_2n_2\ RR$

Genotypus von 24/1 :  $MM\ EE\ N_1n_1\ N_2N_2^1\ Rr$  (auf Grund anderweitiger Versuche festgestellt).

Gameten der beiden Eltern:  $m\ e\ N_1n_2\ R \times \begin{cases} M\ E\ N_1\ N_2\ R \\ M\ E\ n_1\ N_2\ r^1 \end{cases}$

Das Resultat stimmt trotz der kleinen Individuenzahl mit den Erwartungen überein. Die Hälfte der Pflanzen hat  $N_1$  doppelt und kann deutliche Netzzeichnung realisieren. Die andere Hälfte hat  $N_1$  einfach und kann daher nur eine  $\pm$  undeutliche Netzzeichnung ausbilden. Alle Pflanzen müssen *versicolor*, einfach blühend sein, mit behaarten Petalen und roter Endfärbung.

Versuch 19,211 = 33/1  $\times$  449/1. Die Mutterpflanze 33/1 war eine gefüllte *versicolor*-Pflanze (die einzige im Versuche 17,2) ohne eine Spur von Netzzeichnung, kahl, mit violetter, ziemlich dunkler Endfärbung. Der Pollenträger 449/1 ist bereits im Versuche 19,209 erwähnt worden.

Die Nachkommenschaft ergab 103 Pflanzen; von diesen waren 49 einfach blühend, *versicolor* mit violetter Endfärbung, mit kahlen Petalen ohne Netzzeichnung, im Anfangsstadium rein weiß oder gefleckt, gestreift, und 54 einfach blühend, *nicht versicolor*, rein weiß oder gefleckt, ebenfalls kahl.

Genotypus von 33/1 :  $Mm\ ee\ n_1n_1\ N_2n_2\ rr$

Genotypus von 449/1 :  $mm\ EE\ n_1n_1\ n_2n_2\ rr$

Gameten der beiden Eltern:  $M\ e\ n_1\ N_2\ r \left\{ \begin{array}{l} \\ m\ e\ n_1\ n_2\ r \end{array} \right. \times m\ E\ n_1\ n_2\ r$

$F_1$  muß zur Hälfte *versicolor*, zur Hälfte *nicht versicolor*, einfach blühend, kahl und ohne Netzzeichnung sein. Das stimmt mit dem erhaltenen Resultat.

<sup>1)</sup> Die infolge Koppelung zwischen  $N_1$  und  $R$  seltenen Gameten  $n_1R$  und  $N_1r$  werden einfachheitshalber weggelassen, da sie sich sowieso im Resultat dieser Kreuzung nicht manifestieren können.

Versuch 19,212 = 33/1  $\times$  31/1. Die Mutterpflanze 33/1 ist dieselbe wie im vorigen Versuche, der Pollenträger 31/1 ist bereits aus dem Versuche 19,204 bekannt.

Genotypus von 33/1 : Mm ee n<sub>1</sub>n<sub>1</sub> N<sub>2</sub>n<sub>2</sub> rr

Genotypus von 31/1 : MM EE N<sub>1</sub>N<sub>1</sub> N<sub>2</sub>N<sub>2</sub> RR

Gameten der beiden Eltern:  $\left. \begin{array}{l} M e n_1 N_2 r \\ m e n_1 n_2 r \end{array} \right\} \times M E N_1 N_2 R$

Es müßte also die Hälfte der Nachkommenschaft eine  $\pm$  deutliche Netzzeichnung zeigen, die andere Hälfte dagegen eine undeutliche, oft nur gelegentlich auftretende bis gar keine. Alle Pflanzen müßten einfach blühend, *versicolor* sein mit behaarten Petalen und rotem Endstadium. In Wirklichkeit stimmen die Resultate insofern überein, daß alle 86 Pflanzen einfach blühend, *versicolor* und behaart waren; in bezug auf die Netzzeichnung aber wurden 64 Pflanzen als mit deutlicher, zum Teil starker Netzzeichnung (35 Pflanzen) notiert und nur 22 mit schwacher, gelegentlich auftretender Netzzeichnung (1 Pflanze nur mit Stricheln in der Ringzone). Vorläufig kann dafür keine Erklärung gegeben werden: vielleicht hängt das Resultat mit dem Vorhandensein eines Verstärkungsfaktors für Netzzeichnung zusammen, der in der ganz besonders stark gezeichneten Pflanze 31 1 (die am stärksten gezeichnete aus der ganzen Nr. 17,2) homozygot oder heterozygot, in der Pflanze 33/1 heterozygot vertreten war. Die Endfärbung war bei 79 Pflanzen als rot ( + violett-rot), bei 6 als rot-violett, bei 1 als violett notiert worden: die 7 letzteren Pflanzen müssen bis auf weiteres als Modifikationen der Rr-Heterozygoten betrachtet werden.

Versuch 19,210 = 33/1  $\times$  34/2. Die Mutterpflanze ist aus den zwei vorhergehenden Versuchen bekannt, der Pollenträger 34/2 aus dem Versuch 19,205.

Genotypus von 33/1 : Mm ee n<sub>1</sub>n<sub>1</sub> N<sub>2</sub>n<sub>2</sub>

Genotypus von 34/2 : mm Ee N<sub>1</sub>N<sub>1</sub> n<sub>2</sub>n<sub>2</sub>

(Von den Farbfaktoren wird abgesehen, da die Resultate in bezug auf die Endfärbung unklar waren).

Gameten der beiden Eltern:  $\begin{array}{cc} M e n_1 N_2 & m E N_1 n_2 \\ & \times \\ m e n_1 n_2 & m e N_1 n_2 \end{array}$

Daraus erfolgten folgende Kombinationen:

Mm Ee N<sub>1</sub>n<sub>1</sub> N<sub>2</sub>n<sub>2</sub>

Mm ee N<sub>1</sub>n<sub>1</sub> N<sub>2</sub>n<sub>2</sub>

mm Ee N<sub>1</sub>n<sub>1</sub> n<sub>2</sub>n<sub>2</sub>

mm ee N<sub>1</sub>n<sub>1</sub> n<sub>2</sub>n<sub>2</sub>

In Wirklichkeit traten auf: einfach <i>versicolor</i>	10 Pflanzen
gefüllt <i>versicolor</i>	12 Pflanzen
einfach <i>nicht versicolor</i>	14 Pflanzen
gefüllt <i>nicht versicolor</i>	15 Pflanzen

Alle Pflanzen waren behaart, bis auf 3 gefüllte, die kahl waren und wahrscheinlich auf eine zufällige Selbstbestäubung der Pflanze 33/1 zurückzuführen sind: die *versicolor*-Pflanzen, sowohl die einfach wie die gefüllt blühenden, zeigten entweder keine oder eine schwache, verschwommene Netzzeichnung (nur in zwei Fällen eine deutliche). Die *nicht versicolor*-Pflanzen sind als weiß oder weiß mit Stricheln und Flecken in der Ringzone aufgenommen worden; sichere „Füllungszeichnung“ wurde in keinem Falle bei denselben beobachtet.

Versuch 19,213 = 35/1  $\times$  24,4. Die Mutterpflanze 35/1 der Pflanze 31/2 (Versuch 19,209) ganz ähnlich, der Pollenträger 24/4 aus dem Versuch 19,202 bereits bekannt.

Genotypus von 35/1 : mm ee N<sub>1</sub>N<sub>1</sub> n<sub>2</sub>n<sub>2</sub> (RR oder Rr)

Genotypus von 24/4 : MM EE N<sub>1</sub>N<sub>1</sub> N<sub>2</sub>N<sub>2</sub> RR

Gameten der beiden Eltern:	m e N <sub>1</sub> n <sub>2</sub> R	} $\times$ M E N <sub>1</sub> N <sub>2</sub> R
	(ev. m e N <sub>1</sub> n <sub>2</sub> r)	

Alle 81 Pflanzen der Nachkommenschaft waren einfach blühend, *versicolor*, behaart, mit rotem Endstadium (29 rot + 42 violett-rot); die Netzzeichnung war bei allen nachweisbar, zeigte aber eine große Variationsbreite von starker Netzzeichnung angefangen bis zu spurenweisem Auftreten einer solchen. Ob es sich hier um eine rein phänotypische Erscheinung oder um die Wirkung verstärkender Nebenfaktoren handelt, muß vorläufig dahingestellt bleiben.

Versuch 19,214 = 35/1  $\times$  449/1. Die beiden Pflanzen sind aus den vorhergehenden Versuchen bereits bekannt.

Genotypus von 35/1 : mm ee N<sub>1</sub>N<sub>1</sub> n<sub>2</sub>n<sub>2</sub> (RR oder Rr).

Genotypus von 449/1 : mm EE n<sub>1</sub>n<sub>1</sub> n<sub>2</sub>n<sub>2</sub> rr.

Gameten der beiden Eltern:	m e N <sub>1</sub> n <sub>2</sub> R	} $\times$ m E n <sub>1</sub> n <sub>2</sub> r.
	ev. m e N <sub>1</sub> n <sub>2</sub> r	

Alle 73 Pflanzen, die aus dieser Kreuzung resultierten, waren einfach, *nicht versicolor*, behaart; 55 sind als rein weiß, 18 als mit Fleckchen, Streifen, Stricheln in der Ringzone aufgenommen worden. Eigentliche Füllungszeichnung konnte nicht sicher festgestellt werden. Bemerkenswert ist, daß hier der einmal vertretene N<sub>1</sub>-Faktor so wenig zur Wirkung kam.

Versuch 19,215 = 45/4  $\times$  24/1. Die Mutterpflanze 45/4 war eine stark gefüllte, fast rein weiß blühende Pflanze mit einem Farbenschimmer in der Ringzone. Petalen behaart. Der Pollenträger 24/1 ist aus dem Versuch 19,208 bereits bekannt.

Genotypus von 45/4 festgestellt als : mm ee  $N_1n_1$   $n_2n_2$  Rr.

Genotypus von 24/1 : MM EE  $N_1n_1$   $N_2N_2$  Rr.

Die Gameten der beiden Eltern:

„n“ Gameten :	m e $N_1$ $n_2$ R		„n“ Gameten :	M E $N_1$ $N_2$ R
	m e $n_1$ $n_2$ r			M E $n_1$ $N_2$ r
		$\times$		M E $N_1$ $N_2$ r
„1“ Gameten :	m e $N_1$ $n_2$ r		„1“ Gameten :	M E $n_1$ $N_2$ R
	m e $n_1$ $n_2$ R			

Man müßte erhalten:  $n^2$  Pflanzen von der Zusammensetzung:

Mm Ee  $N_1N_1$   $N_2n_2$  RR

2  $n^2$  + 2 Pflanzen von der Zusammensetzung

Mm Ee  $N_1n_1$   $N_2n_2$  Rr

ferner die 4 n Kombinationen, die durch das Zusammentreffen der „n“ Gameten mit den „1“ Gameten zustandekommen und die von den beiden obigen Gruppen auf Grund von Inspektion nicht zu unterscheiden sind, dies wären:

2 n Pflanzen von der Zusammensetzung

Mm Ee  $N_1N_1$   $N_2n_2$  Rr

und 2 n Pflanzen von der Zusammensetzung

Mm Ee  $N_1n_1$   $N_2n_2$  RR;

ferner:

$n^2$  Pflanzen von der Zusammensetzung

Mm Ee  $n_1n_1$   $N_2n_2$  rr,

außerdem die „Koppelungsbrecher“:

2 n Mm Ee  $N_1n_1$   $N_2n_2$  rr

1 Mm Ee  $N_1N_1$   $N_2n_2$  rr

2 n Mm Ee  $n_1n_1$   $N_2n_2$  Rr

1 Mm Ee  $n_1n_1$   $N_2n_2$  RR

In Wirklichkeit war die Nachkommenschaft wie folgt:

21 Pflanzen mit  $\pm$  starker, deutlicher Netzzeichnung<sup>1)</sup>, roter Endfärbung, behaart,

35 Pflanzen mit  $\pm$  schwacher Netzzeichnung, Endstadium rot, mit mehr oder weniger violetter Beimischung, behaart,

<sup>1)</sup> Bei 5 Pflanzen war die Netzzeichnung schwach, sie gehören vielleicht in die nächste Gruppe.

20 Pflanzen mit gar keiner Netzzeichnung, Endfärbung violett, kahl<sup>1)</sup>,

3 Pflanzen mit schwacher Netzzeichnung, violetter Endfärbung, behaart,

2 Pflanzen ohne Netzzeichnung, mit roter Endfärbung, kahl.

Die hier vorkommende Koppelung zwischen dem  $N_1$ - und R-Faktor wurde bereits Seite 218 besprochen.

Versuch 19,216 =  $45/4 \times 449/1$ . Die beiden Pflanzen sind aus den vorhergehenden Versuchen bereits bekannt.

Genotypus von 45/4 : mm ee  $N_1 n_1 n_2 n_2$  Rr.

Genotypus von 449/1 : mm EE  $n_1 n_1 n_2 n_2$  rr.

Gameten der beiden Elternpflanzen:

$$\begin{array}{l}
 \text{„n“ } m e N_1 n_2 R \\
 \text{„1“ } m e N_1 n_2 r \\
 \text{„n“ } m e n_1 n_2 r \\
 \text{„1“ } m e n_1 n_2 R
 \end{array}
 \left| \begin{array}{l} \\ \\ \\ \end{array} \right.
 \times m E n_1 n_2 r.$$

Die Nachkommenschaft ergab:

- |    |   |  |
|----|---|--|
| 27 | { | 18 Pflanzen mit Fleckung, Stricheln in der Ringzone, die hier und da eine sehr undeutliche Füllungszeichnung erkennen lassen, behaart, |
| 26 | { | 9 Pflanzen weiß, höchstens nur mit Farbenhauch, behaart,<br>Pflanzen vorwiegend rein weiß, (2 mit Fleckung), kahl.                     |

## Versuchsserie II.

### Einleitung.

Als Ausgangspflanze diente die Pflanze K; dieselbe gehört ebenfalls dem Typus *versicolor* an. In den Anfangsstadien tritt eine sehr ausgeprägte, breite Netzzeichnung auf (Fig. 6a), die Petalen sind auf dieser Entwicklungsstufe auch sonst gefärbt und zwar ist die Oculuspartie (Partie unterhalb der Ringzone) homogen rot gefärbt, die Randpartie von unregelmäßiger Längsstreifung durchsetzt. Der Grund, auf dem die Netzzeichnung erscheint, ist in diesem Stadium rein weiß, ebenso wie bei den die Netzzeichnung aufweisenden Pflanzen der vorigen Versuchsserie. In den Endstadien sind die Petalen gleichmäßig violett-

<sup>1)</sup> Die Behaarung wurde in den fraglichen Fällen als Index für die Netzzeichnung benutzt.

rot gefärbt. Diese Färbung erstreckt sich auch auf den Grund der Netzzeichnung, die dann noch deutlich, wenn auch ziemlich verwischt zum Vorschein tritt (Fig. 6b). Die Petalen weisen eine der bei der Pflanze C auftretenden ähnliche Behaarung auf. Die Nachkommenschaft der selbstbestäubten Pflanze K wurde in zwei Versuchen untersucht, im Jahre 1918 als 17,5 und im Jahre 1920 als 19,5.

### Die *Chlorotica*-Eigenschaft.

In beiden Versuchen trat zunächst eine Spaltung in typisch-grüne und gelblich-grüne, bald eingehende *chlorotica*-Keimlinge ein, im Verhältnis 9 : 7. Größere Zahlen wurden im Jahre 1919 untersucht. Die Zahlenverhältnisse waren im einzelnen folgende:

Versuch	Zahl der ausgesäten Samen	Zahl der Keimlinge	<i>typica</i> -Keimlinge	<i>chlorotica</i> -Keimlinge
19,5 A	250	230 (3 fragl.)	146	81
19,5 a	134	126	84	42
19,5 b	103	88	58	30
19,5 <sup>2</sup>	100	94	54	40
Summe I	587	538	342	193
	umgerechnet auf	16	10,23	5,77
	$m = \pm 0,343$			

Versuch	Zahl der ausgesäten Samen	Zahl der Keimlinge	<i>typica</i> -Keimlinge	<i>chlorotica</i> -Keimlinge
19,5 B	252	252	145	107
19,5 C	250	249	144	105
Summe II	502	501	289	212
	umgerechnet auf	16	9,23	6,77
	$m = \pm 0,354$			

Nach Zusammenfassung aller Versuche (d. h. Summe I + Summe II) ergeben sich folgende Zahlen:

Summe I + Summe II	Zahl der ausgesäten Samen	Zahl der Keimlinge	<i>typica</i> -Keimlinge	<i>chlorotica</i> -Keimlinge
	1089	1039	631	405
	umgerechnet auf	16	9,75	6,25
	$m = \pm 0,247.$			

Das Verhältnis 9 : 7 kommt am deutlichsten in den Zahlenverhältnissen der Versuche 19,5B und 19,5C, welche die beste Keimung aufwiesen, zum Vorscheine.

### Blütenfüllung und *Versicolor*-Eigenschaft.

Sowohl in bezug auf die Blütenfüllung wie auf das Umfärbungsvermögen trat monohybride Spaltung ein ebenso wie in der Versuchsserie I, also mit Dominanz von einfach blühend über gefüllt und *versicolor* über *nicht versicolor*. Auch hier konnte eine Koppelung zwischen den Faktoren für einfach blühend E und *versicolor* M festgestellt werden; es ist bemerkenswert, daß die Koppelung durch das Eingehen von 7/16 des gekeimten Materials im Keimlingsstadium (die *chlorotica*-Keimlinge) keineswegs gestört wurde.

Die Zahlenverhältnisse für die Koppelung waren folgende:

einfach blühend <i>versicolor</i>	272
einfach blühend <i>nicht versicolor</i>	9
gefüllt blühend <i>versicolor</i>	5
gefüllt blühend <i>nicht versicolor</i>	91

$$r = + 0,9038 \pm 0,00944$$

### Zeichnung und Färbung der Petalen.

In bezug auf Färbung und Zeichnung der Petalen herrschte eine bunte Mannigfaltigkeit. Auf den ersten Blick konnte man unter den 133 Pflanzen des Versuchs 17,5 kaum zwei finden, die einander glichen. Im großen und ganzen ließen sich folgende Haupttypen unterscheiden, innerhalb deren eine weitere Gliederung vorgenommen werden konnte.

#### Einfach blühend:

Ia, Typus K umfaßt *versicolor*-Pflanzen mit  $\pm$  breiter und  $\pm$  intensiver Netzzeichnung (meist deutlich!) mit violett-roter Endfärbung, deren Intensität ungefähr wie die der Ausgangspflanze K ist; innerhalb dieser Klasse gibt es eine Reihe kontinuierlicher Übergänge von einreihiger Netzzeichnung angefangen, die hier und da nur gelegentlich und verschwommen auftritt (nur in ganz vereinzelt Fällen!) bis zur intensiven Netzzeichnung der Ausgangspflanze K und darüber hinaus.

Ib, Typus K. dunkel umfaßt *versicolor*-Pflanzen, deren Anfangsstadien bereits intensiv gefärbt sind, die Netzzeichnung auf homogen gefärbtem, hellem Grund tritt infolgedessen weniger zum Vorscheine. Endstadien ganz dunkel (Fig. 7a—b) von sehr variablem Farbton mit nur wenig hervortretender und leicht zu übersehender Netzzeichnung.



IIa, Typus K, homogen. Hierher gehören *versicolor*-Pflanzen ohne Netzzeichnung, aber mit einer ganz charakteristischen Farbstoffverteilung, also einer „strukturlosen Zeichnung“ (Fig. 8 bis 10) in der Ring- und Oculuszone; analog zu der Klasse Ia gibt es auch hier eine ganze Reihe von kontinuierlichen Übergängen von Pflanzen mit „Mittel- und Seitenstrichen“ angefangen (Fig. 8) bis zu Pflanzen mit ganz intensiver Zeichnung (Fig. 9 und 10). Sonst ist die Färbung der Anfangsstadien eine ebensolche wie die der Klasse Ia — ebenfalls die Endfärbung.

IIb, Typus K, homogen, dunkel entspricht der Klasse Ib, es fehlt nur die Netzzeichnung.

Die *nicht versicolor* einfachen Pflanzen, die hier bis jetzt gefunden wurden, gehören in die Klassen Ia und IIa. Dies kann bei der geringen Zahl dieser Pflanzen einerseits auf Zufall beruhen, andererseits den Umstand zugrunde haben, daß die Unterscheidung der *versicolor* von den *nicht versicolor*-Formen in den Ib- und IIb-Klassen durch die reichliche und gleichmäßige Färbung der Anfangsstadien erschwert ist. Von einer erblichen Korrelation hier zu sprechen, wäre jedenfalls verfrüht.

Entsprechend können unter den gefüllt blühenden Pflanzen folgende Klassen unterschieden werden.

1a, Typus K, *nicht versicolor*, mit Füllungszeichnung, die mehr oder weniger stark ausgeprägt werden kann, entspricht der Klasse Ia.

1b, Typus K, dunkel, *nicht versicolor*, (entsprechend Klasse Ib) mit Füllungszeichnung:

a) mit deutlich abgegliedertem weißem Rand,

- β) ohne einen solchen.

2a, Typus K, homogen, *nicht versicolor*, weiß oder auch gefleckt, gestreift, ohne jede Netzzeichnung der Klasse IIa entsprechend.

2b, Typus K, homogen, dunkel, *nicht versicolor* entspricht der Klasse IIb,

a) mit abgegliedertem weißem Rand (Fig. 11),

β) ohne einen solchen.

Die bis jetzt beobachteten, gefüllten *versicolor*-Pflanzen gehörten zu den Klassen 1a und 2a, wobei dieselben Umstände in Betracht gezogen werden müssen, die aus dem Anlaß der einfachblühenden, *nicht versicolor*-Pflanzen erwähnt wurden.

Es trat, wie in der obigen Aufstellung erwähnt, unter den gefüllten, *nicht versicolor*-Pflanzen innerhalb der Klassen 1b und 2b ein besonderer

Typus auf: dunkelrot mit oder ohne Netzzeichnung mit abgegliedertem weißen Rand, der bei manchen Pflanzen von blassen, von der intensiv gefärbten Ringpartie ausgehenden Ausstrahlungen durchbrochen war (Fig. 11a—b). Dieser Typus wurde bei den einfach blühenden Pflanzen nicht beobachtet, weder bei den *versicolor* noch bei den *nicht versicolor* (bei denen die Klassen b überhaupt fehlten). Die Deutung dieser Erscheinung muß weiteren Untersuchungen überlassen werden.

Im Großen und Ganzen können die Verhältnisse folgendermaßen dargestellt werden:

		Einfach blühend 281:	
<i>versicolor</i> 272	Klasse Ia	192	138 behaart
	Klasse Ib		1 „mit verschwommener, bisweilen deutlicher Netzzeichnung, kahl“
	Klasse IIa	80	53 behaart
	Klasse IIb		61 kahl
			1 behaart
<i>nicht vers.</i> 9		einfach blühend, <i>nicht versicolor</i> :	
	Klasse Ia	9	16 behaart
	Klasse IIa		3 kahl
		gefüllt blühend 96:	
<i>nicht versicolor</i> 91	Klasse 1a	61	45 behaart
	Klasse 1b		7 behaart, ohne weißen Rand
			9 behaart, mit weißem Rand
	Klasse 2a	30 <sup>1)</sup>	19 kahl
	Klasse 2b		6 behaart
			1 kahl, ohne weißen Rand
			1 behaart, ohne weißen Rand
			3 kahl, mit weißem Rand
		gefüllt blühend <i>versicolor</i> :	
<i>vers.</i> 5	Klasse 1a	5	3 behaart
	Klasse 2a		2 kahl

Aus obiger Zusammenstellung erfolgt, daß Netzzeichnung über „strukturlose“ Zeichnung dominiert wahrscheinlich im monohybriden

<sup>1)</sup> Die Zahl ist zu klein infolge der vermutlichen Fehlbestimmungen der als ohne Netzzeichnung, mit Behaarung notierten Pflanzen.

Verhältnis 3 : 1; ebenfalls überwiegt schwach und ungleichmäßig gefärbtes Anfangsstadium über intensive, homogene Färbung in diesem Stadium.

Was die Behaarung anbetrifft, sieht man, daß auf 197 einfach blühende Pflanzen mit Netzzeichnung und Behaarung 1 „mit schwommener, bisweilen deutlicher Netzzeichnung“ ohne Behaarung auftritt und auf 80 einfach blühende, keine Netzzeichnung aufweisende, kahle Pflanzen 3 ohne Netzzeichnung, behaart, vorkommen. Unter den gefüllt blühenden sind alle 64 als mit Netzzeichnung notierten Pflanzen behaart, unter den 30 als ohne Netzzeichnung aufgenommenen kommen 7 behaarte vor. Im einzelnen:

einfach und gefüllt blühende Pflanzen zusammengefaßt:

mit Netzzeichnung, behaart . . . . . 261

mit Netzzeichnung, kahl . . . . . 1

ohne Netzzeichnung, behaart . . . . . 10

ohne Netzzeichnung, kahl . . . . . 105

einfach blühende Pflanzen:

mit Netzzeichnung, behaart . . . . . 197

mit Netzzeichnung, kahl . . . . . 1

ohne Netzzeichnung, behaart . . . . . 3

ohne Netzzeichnung, kahl . . . . . 80

gefüllt blühende Pflanzen:

mit Netzzeichnung, behaart . . . . . 64

mit Netzzeichnung, kahl . . . . . 0

ohne Netzzeichnung, behaart . . . . . 7

ohne Netzzeichnung, kahl . . . . . 25

Wenn von den gefüllten Pflanzen abgesehen wird und nur die einfach blühenden berücksichtigt werden, weisen die Zahlen auf eine hohe Koppelung zwischen dem Hauptfaktor für Netzzeichnung und dem Behaarungsfaktor hin, mit  $r = + 0,9657 \pm 0,00402$  (immerhin ist die relativ große Individuenzahl der Gruppe „ohne Netzzeichnung, kahl“ verdächtig!) Daß hier „bessere“ Zahlenverhältnisse erhalten werden wie bei der vorigen Versuchsserie, findet seine Erklärung darin, daß die Netzzeichnung hier infolge Mitwirkung von Verstärkungsfaktoren viel intensiver ist und meistens deutlich auftritt; die mit an sich weniger deutlichen Füllungszeichen versehenen gefüllten Pflanzen ergeben ein dementsprechend „schlechteres“ Resultat. Verdächtig ist auch, daß die einzige als kahle mit Netzzeichnung aufgenommene Pflanze dieselbe nur in so schwachem Grade zeigte, während doch die in bezug auf die Faktoren für Netzzeichnung (Hauptfaktor und Nebenfaktoren)

heterozygote Pflanze K eine sehr ausgeprägte Netzzeichnung hatte. Angesichts dessen wird auch hier vorläufig die Behaarung einem Hauptfaktor für Netzzeichnung zugeschrieben, wobei auch hier die Möglichkeit einer hohen Koppelung betont wird. Diese Frage kann wie in der Versuchsserie I nur durch die Nachkommenschaftsanalyse gelöst werden.

Was die Endfärbung anbetrifft, so boten die Bestimmungen des Farbtons (besonders bei den dunkel gefärbten Pflanzen) solche Schwierigkeiten, daß bis jetzt keine einheitlichen Resultate erhalten werden konnten.

### Versuchsserie III.

#### Blütenfärbung und Wuchs.

Die hierher gehörenden Versuche umfassen die Nachkommenschaft der selbstbestäubten Ausgangspflanze H. und eine Reihe Selbstbestäubungen, die innerhalb derselben vorgenommen wurden; von diesen werden nur zwei erörtert, da die anderen infolge der Drahtwürmerplage und anderer ungünstigen Umstände keine diskutablen Zahlen ergaben. Die Pflanze H hatte normalen Wuchs, einfache Blüten mit charakteristischer Färbung (Fig. 12) in der Ringzone, ohne eine Spur von Netzmuster und Behaarung. Der Farbton war violett. Ihre Nachkommenschaft (Versuch 17,3) zeigte in bezug auf Färbung der Ring- und der Oculuspartie eine kontinuierliche Reihe von Übergängen, von solcher angefangen wie die der Pflanze 52/4 (Fig. 13a—b), welche in der Oculuspartie Färbung längs der Mittel- und Seitennerven, aber kaum welche in der Ringzone aufwiesen, bis zur solchen, wie die der Pflanze 65/1 (Fig. 14), mit breitem, intensiv gefärbtem Ring. In bezug auf den Farbton trat auch Spaltung auf: es konnte zwischen violetter (Fig. 12) und rotem (Fig. 14) Farbton unterschieden werden, wobei die Bestimmungen immer auf vergleichbare Stadien bezogen und an ganz jungen Blüten unmittelbar nach der Entfaltung vorgenommen wurden (mit dem Alter der Blüte nehmen auch die rot gefärbten einen violetten Ton an, so daß ein Unterscheiden in älteren Stadien unmöglich wird). Ferner trat Spaltung in bezug auf Wuchs auf: es kamen neben normalen Pflanzen solche vor, die einen eigentümlichen Habitus zeigten und für die am besten die Bezeichnung „Rasenzwerge“ paßte. Es ist für dieselben charakteristisch, daß die vegetativen Teile einen polsterartigen, mehr oder weniger schmalblättrigen Rasen bilden, von dem sich die kurzen (Internodien nicht gestaucht, ihre Zahl relativ klein) sehr brüchigen

und zarten Stengel mit nur wenigen Blüten in der Infloreszenz erheben; sie haben meistens die Tendenz, einen kriechenden Habitus anzunehmen, wahrscheinlich infolge zu großer Belastung durch die Blütenstände. Von normalen, verkümmerten Pflanzen lassen sich die Rasenzwerge nicht immer unterscheiden; mit der im Handel unter dem Namen „Var. nana“ bekannten Zwergform mit gestauchten Internodien sind sie nicht zu verwechseln.

Schon im Jahre 1918 fiel es auf, daß die normalwüchsigen Pflanzen meistens violett, die Rasenzwerge meistens rot gefärbt waren. Es kamen bei 59 normalen Pflanzen 49 violette und 10 rote und bei 35 Rasenzwergen<sup>1)</sup> 6 violette und 29 rote Pflanzen vor. Um den Versuch in größerem Maßstabe zu wiederholen, wurden von der Nummer 17,3 (die Ausgangspflanze H war bereits eingegangen) einige Pflanzen, die der Ausgangspflanze H am ähnlichsten standen, herausgesucht und selbstbestäubt — ebenso wurde mit einigen Rasenzwergen verfahren. Leider sind diese Versuche sehr stark geschädigt worden. Von den Parzellen mit Rasenzwergen sind nur vereinzelte Pflanzen übrig geblieben, da dieselben ganz besonders empfindlich<sup>2)</sup> sind. (Von 144 ausgepflanzten Keimlingen, die von selbstbestäubten Rasenzwergen stammten, haben sich nur 7 bis zur Blüte erhalten!)

Die Beobachtung über die ungleichmäßige Verteilung von rot und violett in den Gruppen der normalen Pflanzen und der Rasenzwerge wurde in zwei Versuchen bestätigt.

Versuch 19,301 = 47/1  $\times$  47/1. Die Mutterpflanze 47/1 war der Ausgangspflanze H ähnlich (Fig. 15). Wuchs normal, Blüten einfach, mit schmaler, violetter Ringfärbung.

Die Nachkommenschaft zeigte eine Spaltung in normalwüchsige und Rasenzwerge im Verhältnis 126 : 26: die kleine Zahl der letzteren ist darin zu suchen, daß sie in dem besonders für sie ungünstigen Jahre 1919/20 in verhältnismäßig größerer Zahl wie die normalwüchsigen eingegangen sind.

Folgende Zahlen wurden erhalten, die eine Korrelation zwischen Wuchsform und Farbton bestätigen:

---

<sup>1)</sup> Die auffallend hohe Zahl der Rasenzwerge hat sich in keinem Versuche des Jahres 1919/20 wiederholt.

<sup>2)</sup> Es scheinen hier noch andere Umstände mitzuwirken, die näherer Untersuchung bedürfen.

Normal violett	117
Normal rot	9
Rasenzwerge violett	6
Rasenzwerge rot	20

$$r = + 0,6687 \pm 0,0448.$$

Es muß also eine Koppelung zwischen dem Faktor für normalen Wuchs L und demjenigen für violette Färbung V angenommen werden, ferner, daß sowohl die Ausgangspflanze H wie die Pflanze 47/1 in bezug auf die beiden Faktoren heterozygot waren.

Was die Ringfärbung anbetrifft, so entsprach der Typus der ganzen Nummer derjenigen der Pflanze 47/1 mit starken Transgressionen nach Plus (d. h. nach breiter Ringfärbung) und nach Minus (d. h. nach ganz schmäler, sich auflösender Ringfärbung). Sowohl große Variabilität wie mehrfaktorielle Zusammensetzung in bezug auf diese Eigenschaft scheinen hier mitzuwirken.

Versuch 19,302 = 47/4  $\times$  47/4. Die Mutterpflanze 47/4 (Fig. 16) war der Ausgangspflanze H ähnlich, mit breiterer Ringfärbung wie die der Pflanze 47/1. Wuchs normal, Blüten einfach mit mittelbreitem, violetter Ring.

Auch diese Nummer zeigte eine Spaltung in normalwüchsige und Rasenzwerge, violette und rote Blütenfarbe. Die Verhältnisse werden aus folgenden Zahlen ersichtlich:

Normal violett	109
Normal rot	3
Rasenzwerge violett	4
Rasenzwerge rot	27

$$r = + 0,8543 \pm 0,0226$$

Was die Ringzeichnung anbetrifft, so ist hier diejenige der Mutterpflanze 47/4 typisch für die ganze Nummer mit Transgressionen nach beiden Richtungen hin; der Typus ist hier also im Vergleich mit der vorigen Nummer (wenn die ganze Nummer ebenso wie die vorige als Population aufgefaßt wird) nach Plus verschoben.

Bemerkenswert ist es, daß hier im Gegensatz zu der ersten Versuchsserie violett über rot dominiert.

## Versuchsserie IV.

### Selbstbestäubungsversuche mit fast weiß bis rein weiß blühenden Pflanzen.

Einige Selbstbestäubungen von mehr oder weniger weiß blühenden Pflanzen sollen noch kurz erwähnt werden. Von 9 solchen selbstbestäubten Pflanzen spalteten 4 Albino-Keimlinge ab, eine gab typische grüne und chlorina-Pflanzen im Verhältnis 3 : 1; die letzteren entwickelten sich ganz normal, gingen aber kurz vor der Blütezeit samt den meisten typica-Pflanzen aus unbekannten Gründen ein.

Aus allen diesen Versuchen ging die starke Unterdrückung der Färbung und Netzzeichnung im heterozygoten Zustande hervor.

Es sollen nur 4 Versuche angeführt werden, die fast alle mit größeren Zahlen im Jahre 1920 wiederholt wurden.

Versuch 19,11 =  $w_1 \times w_1$ . Die Mutterpflanze  $w_1$  ist als weiß-blühend, hier und da mit Mittelstrich, aufgenommen worden: an vereinzelt Petalen wurde in der Ringzone Strichelung bis zur deutlichen Netzzeichnung beobachtet (Fig. 17a—c). Blüten einfach, Petalen behaart. Die Nachkommenschaft bestand aus typisch grünen Pflanzen: die beobachteten Verhältnisse in bezug auf die anderen untersuchten Eigenschaften werden durch folgende Zahlen illustriert:

#### Einfach blühende Pflanzen 57:

weiß, mit deutlicher Netzzeichnung, behaart	13	} 39
weiß mit undeutlicher oder auch nur gelegentlich und sporadisch auftretender Netzzeichnung, behaart	26	
weiß, ohne jede Spur von Netzzeichnung, kahl	18	

#### Gefüllt blühende Pflanzen 21:

weiß mit $\pm$ deutlicher bis Spuren von Netzzeichnung, behaart,	13
weiß, ohne jede Spur von Netzzeichnung, kahl	8

Die Koinzidenz von Netzzeichnung und Behaarung sowohl bei den einfach wie bei den gefüllt blühenden Pflanzen ist hier sehr auffallend: auch war das Verhältnis der Behaarungs- zur Netzzeichnungsstärke leicht zu beobachten. Es wurde dabei eine vollkommene Parallelität zwischen den Intensitäten dieser beiden Merkmale festgestellt: deutlicher Netzzeichnung entsprach deutliche Behaarung, mit der Abnahme der Netz-

zeichnung nahm auch die Behaarung ab — bei Spuren von Netzzeichnung konnten nur Spuren von Behaarung gefunden werden. Dieses Verhalten spricht wohl sehr dafür, daß der Netzzeichnungsfaktor gleichzeitig Behaarungsfaktor ist (was bereits an entsprechenden Stellen erwähnt wurde).

Das Zahlenverhältnis von „mit Netzzeichnung, behaart“ zu „ohne Netzzeichnung, kahl“, das vermutlich 3 : 1 ist, ist mit den Zahlen 52 : 26 nicht sichergestellt.

Versuch 19,12 =  $w_2 \times w_2$ . Die Mutterpflanze wurde als weiß blühend, hier und da rötlich angelaufen, gefleckt oder mit Mittelstrich, ohne jede Spur von Netzzeichnung und Behaarung aufgenommen, Blüten einfach.

Die Nachkommenschaft bestand aus 92 Pflanzen, die alle typisch grün, einfach blühend, und kahl waren. In bezug auf die Petalenfärbung konnten folgende Verhältnisse notiert werden:

weiß mit $\pm$ breitem, rotvioletttem Ring:	18	
weiß, angelaufen, gefleckt oder mit Mittelstrich	18	} 74
rein weiß und weiß mit unterseits angehauchten Petalen	56	

Wahrscheinlich haben wir hier mit dem Verhältnis 3 : 1 zu tun.

Versuch 19,13 =  $w_3 \times w_3$ . Die Mutterpflanze  $w_3$  wurde als weiß mit unterseits angelaufenen, kahlen Petalen aufgenommen. Die Nachkommenschaft bestand aus 110 Pflanzen, die alle typisch grün, einfach blühend, kahl waren. In bezug auf die Petalenfärbung konnten in der Hauptsache folgende Gruppen unterschieden werden:

weiß mit $\pm$ breitem (in vereinzelt Fällen bis an den Rand verbreitertem, Fig. 18) rotvioletttem Ring	28	
weiß mit Farbenschimmer, vereinzelt gefleckt	31	} 82
rein weiß und weiß mit unterseits angelaufenen Petalen	51	

Hier stimmen die Zahlen mit dem Verhältnis 3 : 1 gut überein.

Versuch 17,18 =  $w_8 \times w_8$ . Die Mutterpflanze  $w_8$  ist als einfach, weiß blühend, kahl aufgenommen worden. Die Nachkommenschaft bestand aus 48 Pflanzen, die alle rein weiß, einfach blühend waren; die Behaarung wurde nicht untersucht.



Die Resultate der obigen Untersuchungen haben eine noch viel zu wenig gesicherte Grundlage, als daß sie Schlüsse von prinzipieller Bedeutung zulassen könnten: es scheint aber, daß *Dianthus barbatus* eine Versuchspflanze ist, geeignet, zur Aufklärung in wichtigen Fragestellungen beizutragen. Es sei hier u. a. die Labilität in der Realisierung der Netzzeichnung im heterozygoten Zustande erwähnt, welche vielleicht nicht nur durch den Einfluß der äußeren Bedingungen in der Richtung, daß bald das eine, bald das andere Faktorenglied eines Allelomorphenpaares zur größeren Geltung kommt, hervorgerufen wird. Auch sind Anhaltspunkte dafür vorhanden, daß es sich hier um ein pflanzliches Objekt handelt, welches vielleicht zu einer Prüfung beitragen könnte, inwiefern die neuerdings von Goldschmidt in so weitem Maße über die Intersexualitätsprobleme hinaus geführte Verallgemeinerung seiner Faktorenquantitätenhypothese zulässig ist.

Die Beobachtungen von Koppelungen zwischen Füllungs- und Umfärbungs- sowie zwischen Wuchs- und Färbungsfaktoren liefern für das Untersuchungsmaterial über Koppelungen neue Tatsachen.

Herrn Dr. Fritz von Wettstein, der mit echt kollegialer Bereitwilligkeit die Aufnahmen im Sommer 1920 während meines Aufenthaltes in Schweden übernommen hat, spreche ich an dieser Stelle meinen herzlichsten Dank aus.

---

## Kleinere Mitteilungen.

### Über erbliche Ohrformen, insbesondere das angewachsene Ohrläppchen.

Von Reinhard Carrière

aus dem Seminar für Erbkunde der Universität Berlin.

(Eingegangen am 1. Mai 1921.)

Das äußere Ohr ist schon seit der Zeit der Physiognomiker häufig studiert worden. Bald wollte man daraus den Charakter lesen können, bald erschien es wegen der außerordentlichen Variabilität seiner Form als geeignet für Rekognoszierungs Zwecke analog den Fingerabdrücken, bald wieder fiel die Familienähnlichkeit der Ohrformen auf<sup>1)</sup>. Reichlich ist namentlich auch die Literatur über die Degenerationsformen des Ohres<sup>2)</sup>.

Über den Erbgang der Formen des äußeren Ohres ist trotzdem, soweit ich sehen konnte, so gut wie nichts gearbeitet worden, und doch scheint das äußere Ohr für die menschliche Erbkunde ein sehr geeignetes Objekt zu sein.

Über eine Anomalie, die in Gestalt eines narbenartigen Grübchens persistierende erste Kiemenspalte, hat Professor Poll erbkundliche Erhebungen angestellt. Auch unter seinem Material befindet sich eine solche Familie, die in drei Generationen nur bei männlichen Individuen und nur von solchen vererbt diese Anomalie zeigt.

Aber man braucht nicht nach Anomalien zu suchen, schon die normalen Ohrformen sind für den Erbforscher eine reiche Fundgrube. Z. B. Familie Ki. Vater: schmales Ohr mit kleinen Läppchen, Mutter und deren Schwester: rundes Ohr mit kleinem Läppchen, — alle vier Kinder: Ohrform des Vaters. Ähnliche Beobachtungen kann man über abstehende Ohren oder ins einzelne gehend etwa über bestimmte Helixformen machen.

<sup>1)</sup> Z. B.: W. Huwald, Über die forensische Bedeutung der Familienähnlichkeit, Gross' Archiv für Kriminologie, 1911.

<sup>2)</sup> Z. B.: Die Arbeiten von Nücke.

Besonders geeignet scheint nun zum Studium der Erbllichkeit die Form des Ohrläppchens zu sein, und zwar wählte ich für meine Beobachtungen zunächst das sogenannte angewachsene Ohrläppchen.

Während das äußere Ohr sich embryonal sehr früh differenziert (die Knorpel am Schluß des zweiten Monats) und Helix, Tragus und ihre Gegenformen sich aus fünf Wulsten schnell entwickeln, bleibt der sechste embryonale Wulst der äußeren Ohranlage lange Zeit klein und wird erst im fünften Monat deutlicher, aus ihm wird das Ohrläppchen. (Hertwig, Entwicklungsgeschichte.) Auch dieses ist vielleicht ein Hinweis, daß gerade das Ohrläppchen geeignet ist, gesondert von dem übrigen Ohr zum Gegenstand des Studiums gemacht zu werden.

Bekanntlich kommen Ohrläppchen und Helix nur bei den Anthropoiden und Menschen vor, bei denen die Ohrmuskulatur außerordentlich zurückgebildet ist. Karutz<sup>1)</sup> tritt daher für die Ansicht ein, daß infolge der Rückbildung die Spannung des Ohres nachlasse und daher sich der Ohrrand zum Helix einfalten könnte, und es durch Sinken des ganzen Ohres zur Ausbildung des Ohrläppchens komme.

Die anatomisch grundlegende Arbeit für derartige Ohrstudien ist die Monographie Schwalbes<sup>2)</sup>.

Das Ohrläppchen ist eine knorpelfreie, fetthaltige Hautfalte. Sehr selten fehlt es, so daß das untere Ende des Ohres wie bei den Affen bis nahe an den freien Rand von Knorpel gestützt ist. Dagegen ist das adhärente Ohrläppchen eine viel häufigere Erscheinung. Nach Gradenigo ist es nicht ein Zeichen von Entartung. Er fand es bei Normalen in 21,3%, bei Geisteskranken in 16,6%, bei Verbrechern in 17,5% (bei letzteren beiden Klassen zeigt das weibliche Geschlecht höhere Prozentzahlen). Nach Schäffer findet sich das angewachsene Ohrläppchen in verschiedenen Gegenden Deutschlands in erheblich verschiedenem Prozentsatz<sup>3)</sup>. Interessant wäre eine statistische Feststellung in Bayern, wo nach Lammert<sup>4)</sup> der Aberglauben herrscht, wenn einem das Ohrläppchen nicht angewachsen sei, sondern frei herabhänge, so werde er eine Witwe heiraten. Ergänzend dazu kann ich aus Berlin berichten, daß Mädchen mit kleinen angewachsenen Ohrläppchen früh Witwe werden sollen.

Als für die Ohrform charakteristisch gilt das angewachsene Ohrläppchen bei den Buschmännern, Feuerländern, einigen Indianerstämmen usw. Trotzdem lehnt es Schwalbe mit Recht ab, daraus auf eine größere Tierähnlichkeit der betreffenden Rassen schließen zu sollen. Auch Hyrtl berichtet in

<sup>1)</sup> Karutz, Studien über die Form des Ohres. Zeitschr. f. Ohrenhkd. Bd. 30, 31.

<sup>2)</sup> Schwalbe, Handb. d. Anatomie. Bd. 5.

<sup>3)</sup> Rheingau und Westfalen 10%, Franken 20%, Großh. Hessen 25%, Schwaben 26%, letzteren Zahlen entsprechen auch meine Befunde.

<sup>4)</sup> Zit. nach Hovorka-Kronfeld, Vergl. Volksmedizin.

seiner topographischen Anatomie von Volksstämmen in Afrika und den Pyrenäen mit fehlenden Ohr läppchen. Martin<sup>1)</sup> bespricht ebenfalls das läppchenlose Ohr, doch zeigen seine Abbildungen des Buschmannohres und namentlich des läppchenlosen Europäerores, daß es sich um angewachsene, nicht um fehlende Ohr läppchen handelt.

Karutz (a. a. O.) lehnt das angewachsene Ohr läppchen als Rassenmerkmal ab, da die Beobachtungen darüber zu ungenau und zu wenig ausgedehnt seien. Er macht ebenso wie Gradenigo einen Unterschied zwischen dem einfach angewachsenen und dem unter spitzem Winkel angewachsenen Ohr läppchen — bei letzterem verläuft also das Läppchen, oft im Verfolg der Helixkurve, schräg auf die Wange. Auch in der vorliegenden Untersuchung wird diese Einteilung gemacht und letztere Form als das schräg angewachsene Ohr läppchen bezeichnet. Als degeneriert wird von den genannten Autoren nur diese letzte Form angesehen, die verhältnismäßig selten vorkommt.

Derartige Untersuchungen stoßen auf mehr Schwierigkeiten als man denken sollte. Bei weitaus dem größten Teil des Materials kann man nicht alle Fälle selbst ansehen. Photographien täuschen sehr oft, wenn es nicht reine Profilaufnahmen sind, und zwar werden häufiger freie Ohr läppchen vorgetäuscht, die in Wirklichkeit adhärent, aber etwas fleischig oder etwas von der Wange abstehend sind. Angaben über Familienmitglieder sind natürlich mit äußerster Vorsicht zu verwenden. Wenn immerhin jemand von seinem Vater erzählt, er habe als kleines Kind auf dessen Arme gesessen und gesagt: ich kann mit deinen Ohr läppchen ja nicht spielen, die sind ja angewachsen, so ist das schon eher verwertbar (zufällig auch durch eindeutige Photographie erwiesen). Bei einigen Familien ist das angewachsene Ohr läppchen auch interessantes Tagesgespräch gewesen, sei es, daß die Kinder deswegen in der Schule geneckt wurden, oder daß die Mutter klagt, alle ihre Kinder schlägen nach dem Vater und hätten dessen angewachsene Ohr läppchen. Lagen nicht derartige eindeutige Aussagen und Photographien vor, so ist im folgenden das betreffende Individuum als fraglich bezeichnet worden, was namentlich auf die früh verstorbenen Kinder zutrifft. Übrigens darf man auch nicht zuviel auf Photographien aus den ersten Lebensjahren geben, wenigstens glaube ich beobachtet zu haben, daß bei Säuglingen und 1—3jährigen auf den Photographien deutlich freie Ohr läppchen beim Erwachsenen bis zu einem gewissen Grade adhärent werden können, wahrscheinlich im Zusammenhang mit dem späteren Wachstum des Gesichtsschädels.

Gehen wir also über zu den Familien mit angewachsenen Ohr läppchen, und zwar zunächst den einfach gerade, nicht schräg angewachsenen;

<sup>1)</sup> Martin, Lehrbuch der Anthropologie.

+ = angewachsenes, — = freies Ohrläppchen.

Die Kinder werden in der Geburtsfolge angeführt.

1. Familie J. Vater und dessen Vater +, Mutter —:  
3 Töchter +, 1 Tochter —?, 1 Sohn +.
2. Familie Schu. Vater —, Mutter +:  
1 Tochter —, 2 Töchter +, 1 Tochter —.  
Die 2. Tochter (+) heiratet, Mann —, dessen Mutter +, deren Kinder:  
1 Sohn +, 2 Töchter —, 2 Söhne +,
3. Familie v. R. Vater +, Mutter —:  
1 Sohn +, 1 Tochter +, 1 Sohn ?.  
Sohn + heiratet, Frau —, Kinder:  
2 Söhne +, 1 Tochter —.
4. Familie Nö. Vater —, Mutter +:  
1 Sohn —?, 2 Töchter +.
5. Familie Th. Vater +, Mutter —:  
3 Töchter +, 1 Tochter —.
6. Familie Sche. Vater —, Mutter +:  
4 Söhne +, 1 Sohn +?, 1 Sohn —?, 1 Sohn —, 1 Tochter +.

Aus diesen Fällen scheint hervorzugehen, daß sich das angewachsene Ohrläppchen ohne Geschlechtskoppelung oder sonstige Verwicklungen dominant vererbt. Die nächsten Fälle bringen nun beide Eltern +.

7. Familie Gl. Eltern +: 1 Tochter +?, 1 Tochter +, 2 Söhne +, 1 Tochter +.
8. Familie Kr. Eltern +, auch ein Bruder des Vaters und eine Schwester der Mutter +: 1 Tochter +, 1 Sohn +, 3 Töchter +, 3 Söhne +.  
Älteste Tochter heiratet: Mann —, 1 Sohn +.  
Ältester Sohn heiratet, Frau und deren Geschwister —, Kinder:  
1 Tochter ?, 1 Tochter +, 1 Tochter ?, 1 Sohn —. Letztere beiden sind Zwillinge, das Mädchen hat nach den Photographien deutlich nicht so ausgeprägte und anscheinend etwas adhärente Ohrläppchen, der Knabe deutlich freie Ohrläppchen.

Die jüngste Tochter heiratet Mann —, 1 Sohn +.

9. Familie Schö. Eltern +, des Vaters Eltern +, 6 seiner Geschwister angeblich +, 4 klein gestorben. Mutter: Vater —, Mutter +, einige ihrer 12 Geschwister angeblich sicher frei. Kinder: 1 Sohn +, 1 Tochter +.
10. Familie Wi. Eltern +, Eltern der Mutter +, deren 3 Geschwister angeblich +. Kinder: 1 Sohn +, 2 Töchter +, 1 Tochter ? (klein gestorben), 1 Sohn +.

Auch diese Fälle passen also vollkommen in den Rahmen der einfachen Vererbungsregeln.

In den nun folgenden letzten fünf Fällen kommen wir zu den schräg angewachsenen Ohrläppchen. Hier bedeuten ++ schräg angewachsen, die übrigen Zeichen wie oben.

11. Familie Na. Vater ++, Mutter — (großes fleischiges Läppchen).  
Vaters Eltern: anscheinend beide ++, Geschwister seiner Mutter und teilweise deren Deszendenz sowie ihr Vater ++. Kinder: 1 Sohn +, 1 Sohn — (ähnlich der Mutter), 1 Tochter +, 1 Sohn ++. Letzterer heiratet, Frau —, Kinder: 1 Sohn + ?, 1 Sohn —.
12. Familie Schw. Vater —, Mutter ++. Kinder: 1 Tochter +, 1 Sohn ?, 1 Tochter —, 1 Tochter ++, 1 Tochter —, 1 Tochter +, 1 Sohn —, 1 Sohn ?, 1 Tochter ++. (Die beiden Söhne ? klein gestorben ohne Photographie.)
13. Familie Ko. Vater ++, Mutter und deren Mutter —. Kinder: 1 Tochter +, 1 Sohn —, 1 Tochter —, 1 Tochter ++. Die Tochter — heiratet, Mann ++, 1 Tochter ++.
14. Familie G. Schu. Vater +, Mutter ++. Kinder: 1 Sohn ++, 1 Tochter + und 2 jung verstorbene Söhne ?.
15. Familie Ke. Vater ++, Mutter +. Kinder: 1 Tochter +, 1 Tochter ++, 1 Sohn + ?, 1 Sohn +, 2 Töchter +.

Herrn Professor Poll, dem ich für freundliche Unterstützung auch an dieser Stelle meinen Dank ausspreche, verdanke ich die Mitteilung eines Falles von eineiigen Zwillingen, zwei Brüdern mit — soweit man ohne Meßapparate sagen kann — völlig übereinstimmenden Ohrformen, namentlich gleichermaßen schräg angewachsenen Ohrläppchen.

Zunächst sei zu diesen letzten Fällen bemerkt, daß, soweit die ++-Individuen untersucht werden konnten, keine Anhaltspunkte für Degenerationen vorlagen. Bei Fall 11 handelt es sich um eine geistig und körperlich hochbegabte Familie.

Es ergibt sich ganz deutlich, daß das einfach angewachsene Ohrläppchen in der Aszendenz ein schräg ausgewachsenes haben kann, sowie, daß das schräg angewachsene in der Deszendenz aufspaltet, in anscheinend (bei diesem kleinen Material kann nur mit ganz groben Zahlen gearbeitet werden) 75% einfach und 25% schräg angewachsene.

Endgültige Resultate zu liefern konnte nicht der Zweck dieser kleinen Arbeit sein. Immerhin glaubte ich, dies Kapital aus meinem Material über Erbbohrformen schon vorläufig herausnehmen zu können, um weitere Kreise auf dies für die Erbkunde anscheinend so dankbare Gebiet aufmerksam zu machen.

## Koppelung mit dem Geschlecht oder Lokalisation im Geschlechtschromosom?

Von Dr. Fritz Lenz, Privatdozent für Hygiene, München.

(Eingegangen am 25. Dezember 1921.)

Die Lektüre von Morgans Buch über die „stoffliche Grundlage der Vererbung“, wie es uns in der schönen Übersetzung von Nachtsheim vorliegt, gibt mir Anlaß zu einer Bemerkung über die sogenannten geschlechtsgebundenen Erbanlagen. Bei Morgan heißt es auf S. 63: „Es gibt noch einen andern Weg, auf dem die Koppelung sehr einfach demonstriert werden kann. Gewisse Merkmale werden als geschlechtsgekoppelt oder geschlechtsgebunden bezeichnet, weil ihre Faktoren den Geschlechtschromosomen folgen: die Faktoren sind mit andern Worten in den Geschlechtschromosomen lokalisiert.“ Daß die geschlechtsgebundenen Erbanlagen in den Geschlechtschromosomen lokalisiert sind, bedarf wohl keiner Diskussion mehr. M. E. ist aber Geschlechtsgebundenheit begrifflich etwas anderes, als was man sonst Koppelung nennt. Von Koppelung spricht man bekanntlich dann, wenn zwei Erbeinheiten bei der Mendelschen Spaltung häufiger beisammen bleiben, als sie sich trennen, also in mehr als 50 $\frac{0}{100}$ . Diese Koppelung kann natürlich (wenigstens theoretisch) die allerverschiedensten Grade haben und auch absolut sein (100 $\frac{0}{100}$ ). Bei der Geschlechtsgebundenheit liegt die Sache aber doch wohl anders.

Bei Organismen, die einen Modus der Geschlechtsbestimmung wie *Drosophila* haben, also auch beim Menschen, sind, soviel ich sehe, mit den bisher bekannten Erfahrungstatsachen noch zwei etwas verschiedene Möglichkeiten der Geschlechtsbestimmung vereinbar. Entweder könnte das Geschlecht durch eine einzige Erbeinheit, die im Geschlechtschromosom lokalisiert wäre, also monomer bedingt sein, oder aber durch ein Zusammenwirken mehrerer im Geschlechtschromosom lokalisierter Erbeinheiten, also polymer. Bei polymerer Bedingtheit könnte nun von absoluter Koppelung mit dem Geschlecht natürlich nur dann die Rede sein, wenn alle an der Bestimmung des Geschlechts beteiligten Erbeinheiten untereinander absolut gekoppelt wären. Die Erfahrungen an *Drosophila* zeigen aber, daß im weiblichen Geschlecht ein Austausch zwischen den Erbeinheiten der beiden Geschlechtschromosome stattfindet. Aber auch bei monomerer Bedingtheit wäre m. E. die Annahme absoluter Koppelung nicht angängig: denn wenn alle geschlechtsgebundenen Erbeinheiten mit der (hypothetischen) geschlechtsbestimmenden Erbeinheit absolut gekoppelt sein sollten, so müßten sie es ja auch untereinander sein, was aber, wie gesagt, bei *Drosophila* sicher nicht der Fall ist und wahrscheinlich auch beim Menschen nicht. Wenn wir eine

hypothetische monomer geschlechtsbestimmende Erbinheit  $W$  nennen und eine geschlechtsgebundene  $A$ , so würde ein  $\varnothing WWAa$  mit einem  $\sigma Wwaa$  viererlei Nachkommen erzeugen, nämlich  $WWAa$ ,  $WWaa$ ,  $WwAa$  und  $Wwaa$ . Hier wäre eine Koppelung (wenn auch nicht absolute) wohl wahrscheinlich, aber kaum zu demonstrieren, am wenigsten „sehr einfach“; denn wir wüßten ja gar nicht, mit welchem von den beiden  $W$  das  $A$  in einer Eizelle beisammen war. Wir hätten vielmehr allen Anlaß, zu vermuten, daß es bald mit dem einen und bald mit dem andern  $W$  in eine Eizelle ginge. Die Annahme absoluter Koppelung mit dem „Geschlechtsfaktor“ ist vielmehr wohl durch Erfahrungen an Kreuzungen veranlaßt worden, die als  $\sigma WwAa \times \varnothing WWaa$  gedeutet wurden. In diesem Falle können ja nur Nachkommen  $WWAa$  und  $Wwaa$  entstehen; hier gingen  $A$  und  $W$  also tatsächlich immer in denselben Gameten. Ich halte es aber nicht für zweckmäßig, ein derartiges Verhalten als „absolute Koppelung“ zu bezeichnen, und zwar deshalb nicht, weil die Faktoren  $A$  und  $W$  sich bereits in der nächsten Generation trennen können.

Die Annahme einer absoluten Koppelung mit dem Geschlecht scheint mir ein Überbleibsel aus der Zeit zu sein, wo man die Individualität der Chromosome überschätzte. Gerade aus den Morganschen Untersuchungen aber folgt doch, daß diese Individualität nur während eines Individuallebens erhalten bleibt; denn mit dem Austausch von Teilen der Chromosome findet sie natürlich ihr Ende. Auch die Geschlechtschromosome bilden ja keine Ausnahme davon, wenn auch zwar das Geschlechtschromosom des heterogametischen Geschlechts mangels Gelegenheit zum Austausch seine Individualität noch durch die nächste Generation bewahrt. Mehr als zwei Generationen lang wird aber die Individualität der Chromosome offenbar weder bei Autosomen noch bei Geschlechtschromosomen bewahrt.

Nach diesen Überlegungen kann man von geschlechtsgekoppelten Erbinheiten eigentlich nur noch auf Grund des Umstandes sprechen, daß eben alle Erbinheiten innerhalb eines Chromosoms und auch innerhalb eines Geschlechtschromosoms mehr oder weniger gekoppelt sind, nicht aber im Sinne einer absoluten Koppelung. Am besten wird man statt dessen einfach von Lokalisation im Geschlechtschromosom sprechen. Auch der Ausdruck „geschlechtsgebundene Erbinheit“ erscheint im Lichte dieser Überlegungen nicht mehr als völlig korrekt; man wird ihn aber wohl beibehalten können, weil in diesem Falle keine Verwechslung mit andersartigen Dingen zu befürchten ist.



## Referate.

**Mol, Dr. W. E. de. Nieuwe Banen voor het Winnen van waardevolle Varieteiten van Bolgewassen.** (Neue Bahnen zur Gewinnung wertvoller Varietäten von Zwiebelgewächsen.) Vortrag gehalten auf Veranlassung der Allgemeinen Vereinigung für Blumenzwiebelkultur in Haarlem, am 1. Dezember 1920. (Abdruck aus Weekblad voor Bloembollencultuur Nr. 37, 41 u. 44—48 des 31. Jahrganges, 19. u. 30. Nov., 3., 7., 10. u. 14. Dez. 1920.) Eigentlich sind es zwei Vorträge, einer vom 30. Okt. und einer vom 1. Dez. 1920. Der erstere ist vom Verfasser nur kurz wiedergegeben.

Das Vorkommen von heteroploiden Varietäten bei *Hyacinthus orientalis* L. in den holländischen Kulturen und die Folge davon.

1. Kurzer Bericht über den Vortrag vom 30. Okt. 1920 in der Nederlandschen botanischen Vereeniging zu Amsterdam.

Bereits 1908 war es de Mol aufgefallen, wie Varietäten von Hyazinthen, welche durch Größe der Zwiebeln, Blätter, Blütentrauben und anderer Teile sich auszeichneten, durch Bastardierung Anlaß gaben zu Sämlingen, die in Größe sehr auseinander liefen. Diese Verschiedenheit in den Abweichungen sah er auch auftreten bei den Zwiebeln und den daraus entstehenden Organen, die nach dem Aushöhlen oder nach dem Kreuzschnitt an einer und derselben Mutterzwiebel gebildet werden. Die Größenverschiedenheiten blieben jahrelang konstant, so daß man geneigt sein sollte, anzunehmen, daß das auf zytologisch-erblichen Verschiedenheiten beruhe. In dieser Meinung wurde de Mol bestärkt, indem er sich Rechenschaft gab von den Faktoren, welche zytologische Abweichungen in der Zelle veranlassen können. Unter diesen Faktoren sind einige, welche bei der vegetativen Vermehrung eine belangreiche Rolle spielen: Verwundung, abnorme Temperatur, intensive Ernährung.

Den Blumenzwiebelzüchtern ist es auch nicht unbekannt, daß solche Zwiebeln, welche durch künstliche vegetative Vermehrung erzeugt sind, und selbst nach einer Anzahl von Jahren nicht die normale Größe erreicht haben, jüngere Zwiebeln von denselben Abmessungen erzeugen. Mit diesen wurden sie dann wohl als sog. „Miniaturrehyazinthen“ in den Handel gebracht (in England gab man ihnen den Namen *Cynthella's*).

Ausgedehnte zytologische Untersuchungen an den Sorten *Grand Maître* und *General de Wet* haben aber de Mol gezeigt, daß die Unfähigkeit, eine normale Größe zu erlangen, nicht auf zytologischen Verschiedenheiten beruht, sondern auf physiologischen; denn die Zahl der Chromosomen in den Zellen der Wurzelspitze ist bei allen auf diese Weise entstandenen Zwiebeln, großen und kleinen, dieselbe: 24. — Dieselbe Zahl fand er auch bei einer Knospenvariation von *Grand Maître*, welche die Muttersorte in Größe sehr übertrifft.

Zu ganz anderen Resultaten kam de Mol, als er durch Kreuzung entstandene Sorten untersuchte. Unter 40 Sorten traf er solche mit 16, 19, 20, 21, 22, 23, 27, 28 und 30 Chromosomen. Durch Vergleich mit französischen und italienischen Sorten fand er, daß die Zahl 16 die normale diploide Zahl ist und daß Formen mit 24 Chromosomen triploid sind.

Durch eine besondere Meßmethode und Vergleich mit der Chromosomengarnitur von *Bellevalia romana* (römischer Hyazinthe) und *Bellevalia Webbiana* kam er zu einer besseren Einsicht in die Phylogenie der Chromosomen bei *Hyacinthus orientalis*.

Die Züchter haben, weil das Ausland große starke Zwiebeln wünscht, unbewußt Formen mit einer hohen Anzahl von Chromosomen ausgewählt, da diese im allgemeinen die diploiden in Größe und Kräftigkeit sehr übertreffen.

Der Hyazinthenkultur erwächst dadurch aber eine große Gefahr. Für den Züchter ist es zwar gegenwärtig am meisten lohnend, nur eine geringe Zahl — 6 bis 10 — der größten und stärksten Hyazinthenvarietäten in großer Menge anzubauen. Die Folge davon ist aber, daß man die kleinen Sorten, das sind im allgemeinen die diploiden, vernachlässigt, und diese aus der Kultur verschwinden, was auch mit unter dem Druck der Kriegsjahre veranlaßt ist. Dies hat zur Folge, 1. daß man je länger je weniger imstande sein wird, zielbewußt durch Hybridisation wertvolle Varietäten zu schaffen, wenn die normalen haploiden Geschlechtszellen, auf deren Anwesenheit die Mendelschen Gesetze gegründet sind, fehlen. Durch die Reduktionsteilung können bei einer heteroploiden Varietät die Geschlechtszellen eine sehr verschiedene Anzahl von Chromosomen erhalten; 2. daß sehr wertvolle erbliche Faktoren dieser älteren kleineren diploiden Varietäten, welche sich in Farbe, Form und physiologischen Eigenschaften äußern, zugrunde gehen.

Die Züchter bastardieren immer zwischen großen Sorten in der Annahme, daß diese allein neue große Nachkommen geben. Dies bewirkt nichts anderes als steife Einförmigkeit, und die Idee, daß mit der Hyazinthenhybridisation nichts mehr zu erreichen sei.

Nötig ist es darum, schleunigst einzugreifen und de Mol empfiehlt deshalb ein „Kulturmonument“ zu errichten, d. h. einen Garten anzulegen, in welchem eine bestimmte Anzahl einiger alter 16-chromosomiger Sorten gezogen und fortgepflanzt werden, die einen großen Handelswert hatten zu der Zeit, als die Sucht nach Größe und Stattlichkeit der Form noch nicht herrschte.

De Mol ist im Besitz von Sorten, die schon 1815 bestanden. Sie sind ein Reservoir der normalen Geschlechtszellen und versprechen einen großen ökonomischen Vorteil zu bieten. Da könnte u. a. auch experimentell untersucht werden, ob dauernde vegetative Vermehrung von Bastarden zur Degeneration führt, was noch eine strittige Frage ist.

Der Hauptvorstand des Allgemeinen Blumenzwiebelzüchtervereins hat bereits in dem Probegarten zu Heemstede ein Stück Land zur Verfügung gestellt und auf de Mols Veranlassung in ihrem Organ Anfragen nach alten Sorten erlassen. Eine Anzahl solcher Sorten sind bereits dort gepflanzt.

Der 2. Abschnitt ist ein kurzer Aufruf de Mols an die Blumenzwiebelzüchter, seine Mitteilungen nicht als für Praktiker ungeeignet anzusehen, und der 3. Abschnitt gibt ausführlich den Vortrag wieder, den de Mol in Haarlem gehalten hat. Das Wesentlichste in diesem Vortrage

ist bereits im botanischen Verein zu Amsterdam mitgeteilt und im Abschnitt 1 skizziert worden.

Nachschrift. Inzwischen ist die Dissertation des Herrn Dr. de Mol erschienen: „De l'existence de variétés hétéroploides de l'*Hyacinthus orientalis* dans les cultures hollandaises“. Sie ist bei Herrn Prof. Dr. Ernst in Zürich gemacht und in den „Arbeiten aus dem Institut für allgemeine Botanik der Universität Zürich“, II. Serie, Nr. 2, 1921 (100 Seiten, mit 12 Tafeln) veröffentlicht. Hier ist der Gegenstand noch viel ausführlicher behandelt.

Berlin-Lichterfelde Ost.

L. Wittmack.

**Adametz, Leopold. Herkunft und Wanderungen der Hamiten, erschlossen aus ihren Haustierrassen.** Osten und Orient, erste Reihe, zweiter Band, Wien 1920, 109 S. und 24 Kunstdrucktafeln m. 44 Abb. Mk. 30.—

In dieser Arbeit gibt der Verf. eine höchst wertvolle Übersicht über den Haustierbestand der Hamiten und seine Geschichte und damit einen Beitrag zur wissenschaftlichen Haustierrassenkunde, der für den Anthropologen wie für jeden, der sich sonst mit einschlägigen Fragen beschäftigt, gleich wichtig ist. Als wichtigste unter den älteren Haustieren der Hamiten werden Rind, Pferd, Schaf, Ziege und Hund eingehend behandelt. Für das Rind der Hamiten nimmt der Verf. drei Domestikationsherde an, einen nordafrikanischen, genauer altägyptischen, einen östlichen, wahrscheinlich indischen und einen kleinasiatisch-europäischen. Der erstere ist der älteste, er lieferte das langhörnige Hausrind des Alten Reiches und auf ihn gehen im wesentlichen die großhörnigen Rinder zurück, die sich noch heute in den Steppeländern Afrikas fast überall dort finden, wo Hamiten oder doch hamitische Kultureinflüsse sich geltend machen. Erst in viel späterer Zeit erscheinen die beiden anderen Typen, der indische, höckertragende Zebu, heute rein oder mit dem vorigen verkreuzt weit über Afrika verbreitet, und der kurzhörnige, der im Gefolge syrisch-kleinasiatischer Invasionen in Ägypten erscheint und heute den ganzen Nordrand Afrikas erobert hat. Die wilde Stammform des wichtigsten Typus, des langhörnigen, eigentlich hamitischen Rindes ist nach dem Verf. der *Bos primigenius Hahnii* Hilzh., die altägyptische Lokalrasse des weitverbreiteten Urstieres. Das Pferd der Hamiten geht auf zwei Typen zurück, denen auch verschiedene Wildformen entsprechen dürften. Die eine derselben ist der südrussische Tarpan, dessen Abkömmlinge durch die gleiche nördliche, d. h. kleinasiatische Völkerwelle zu den Altägyptern gelangt sind, die auch das kurzhörnige Rind mitbrachte und deren politischer Niederschlag die Fremdherrschaft der Hyksos bedeutete. Unabhängig hiervon erwarben die westlichen Hamiten in dem sehr verschiedenen Berberpferd ein zweites Hauspferd. — Das älteste Schaf der Hamiten geht auf *Ovis cycloceros* zurück; auch hier erwarben die Westhamiten einen zweiten Typus durch Domestikation des mediterranen *Ovis musimon*, während durch die eben erwähnte Völkerwelle ein dritter nach Ägypten gelangte, das Fettschwanzschaf, das vorderasiatischer Herkunft ist. — Ein uraltes Haustier der Hamiten ist ferner eine Ziege mit schraubig gedrehtem, steilem Gehörn. für die als wilde Stammform die afghanische Lokalform der Schraubenziege, *Capra Jerdoni*, in Betracht kommt. Später kam dann eine Form mit anders gedrehtem Gehörn hinzu, die wie Fettschwanzschaf, Kurzhornrind und Tarpanpferd auf kleinasiatische „hettiterhafte“ Volkselemente als Überbringer zurückgeht. — Von Hunden erscheint besonders der Windhund auf das engste mit den Hamiten verknüpft und das heutige Vorkommen windhundähnlicher Formen deckt sich, wie der

Verf. nachweist, auffallend mit dem von anderer Seite gelieferten Nachweis alter hamitischer Kultureinflüsse.

In der Tatsache, daß zwei der ältesten hamitischen Haustiere, Schaf und Ziege, auf die indisch-iranischen Grenzländer als Domestikationszentren deuten, sieht der Verf. eine wertvolle Bestätigung für die auch von anderer Seite angenommene enge Verwandtschaft der Urhamiten und der ältesten Kulturträger Mesopotamiens, der Sumerer. Sache der Anthropologen wird es nach Ansicht des Ref. sein, diese anthropologischen Rückschlüsse zu unterstützen oder zu widerlegen. Ref., der sich gleichzeitig mit dem Verf., aber unabhängig von diesem und von ganz anderen Gesichtspunkten ausgehend, ebenfalls mit der Herkunft der hamitischen Haustiere beschäftigt hat, ist zu Resultaten gekommen, die sich fast durchweg mit den in der besprochenen Arbeit niedergelegten decken. Nur in der Deutung der auf S. 66/67 besprochenen sumerischen Votivtafel stimme ich mit Adametz nicht überein: das von diesem als Schaf gedeutete Tier mit horizontal abstehendem Schraubengehörn ist m. E. eine Ziege. An der Tatsache, daß als Wildform des altägyptischen „Schraubenschafes“ nur eine Form des *Ovis cycloceros* in Betracht kommen kann, ändert diese verschiedene Auffassung übrigens nicht das geringste; neben dem typischen Kreishornschaf wäre dabei namentlich *O. Blanfordi* mit seinem besonders stark abstehenden Gehörn zu beachten. — Die reiche Ausstattung des Buches mit z. T. sehr wertvollen Bildern muß außerdem noch hervorgehoben werden. Für unsere Kenntnis von der ältesten Geschichte der Haustiere bedeutet die Arbeit einen gewaltigen Fortschritt, aber auch der Anthropologe, der sich mit der „Hamitenfrage“ beschäftigt, wird an ihr nicht vorübergehen können.

O. Antonius.

**Witte, Hernfried.** Über weibliche Sterilität beim *Timotheegrass* (*Phleum pratense* L.) und ihre Erbllichkeit. Svensk Botanisk Tidskrift, XIII. 1919, S. 23—42, 2 Abb.

Sommer 1914 hatte Witte, in einer nach Selbstbefruchtung erhaltenen Nachkommenschaft einer Lieschgraspflanze, Nr. 630, einige (19) Individuen bemerkt, die — nach freiem Abblühen — keine Samen bildeten und dieses auch noch in den Jahren 1915—1918, auch unter verschiedenen Verhältnissen, nicht taten. Sie zeigten Fruchtknoten und Narben verkümmert. Die Ausgangspflanze Nr. 630 war aus einem mit Marktware von schwedischem Lieschgras besäten Beet geholt worden und hatte frei abgeblüht. Nach dem Ergebnis ihrer Nachkommenschaft, 43 normale Zwitter und 19 mißbildete, nur männliche Pflanzen, war diese Pflanze eine F<sub>1</sub>-Pflanze einer Kreuzung zwischen normaler und mißbildeter Pflanze; die Mißbildung verhielt sich rezessiv. Versuchte künstliche Bastardierung gelang dem Verf. bei Lieschgras nicht.

C. Fruwirth.



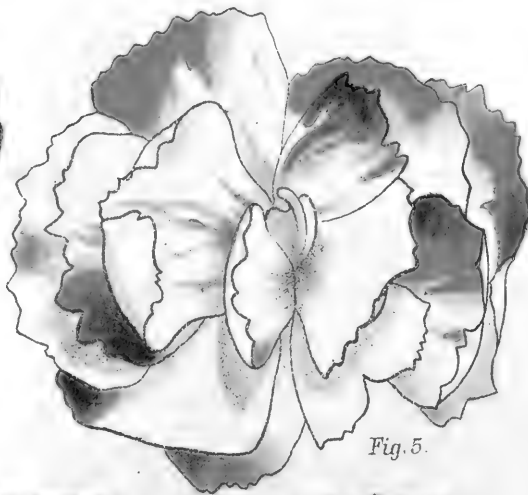
*Fig. 2c.*



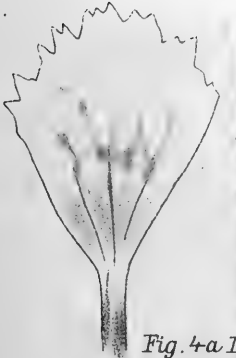
*Fig. 3a.*



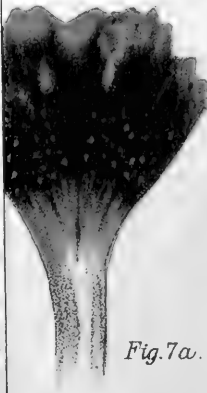
*Fig. 3b*



*Fig. 5.*



*Fig. 4a I.*



*Fig. 7a.*



*Fig. 7b.*

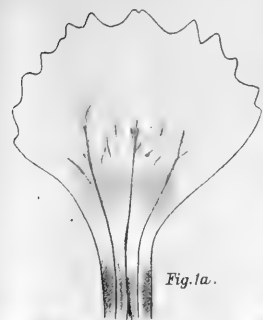


Fig. 1a.



Fig. 1b.

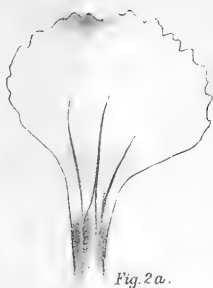


Fig. 2a.



Fig. 2b.



Fig. 2c.



Fig. 3a.



Fig. 3b.

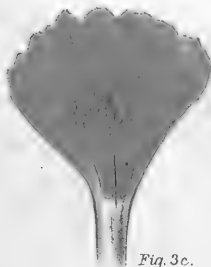


Fig. 3c.

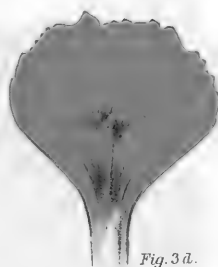


Fig. 3d.

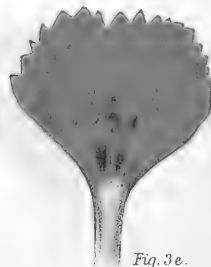


Fig. 3e.

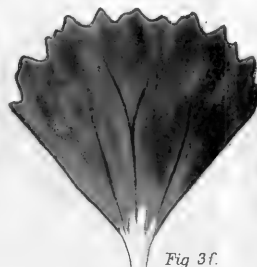


Fig. 3f.

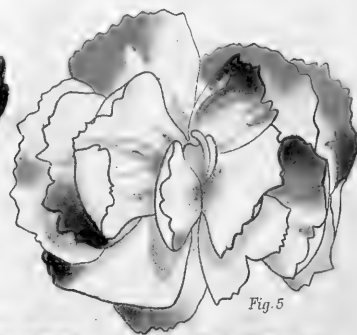


Fig. 5.



Fig. 4a I.



Fig. 4a II.

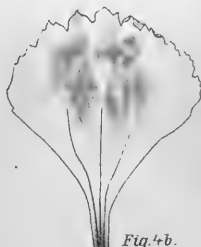


Fig. 4b.



Fig. 6a.



Fig. 6b.



Fig. 7a.

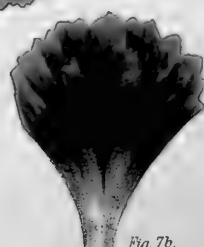


Fig. 7b.



Fig. 10.

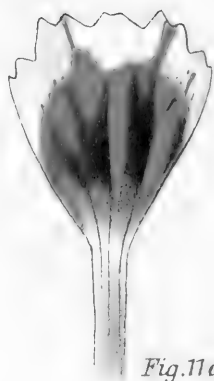


Fig. 11a.

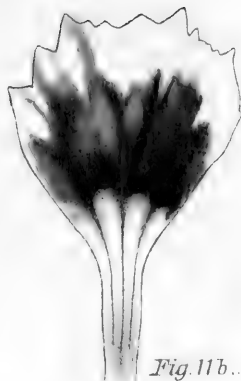


Fig. 11b.

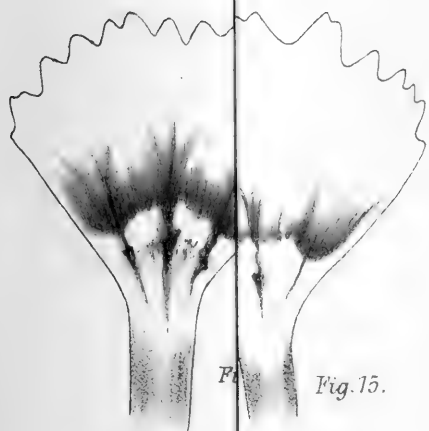


Fig. 15.

Fig. 15.

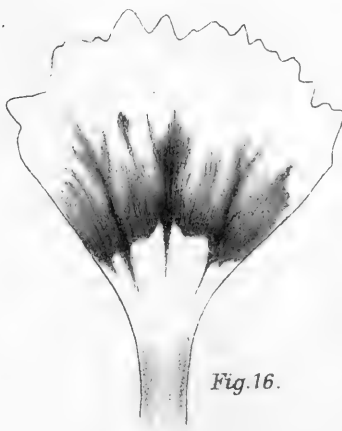


Fig. 16.

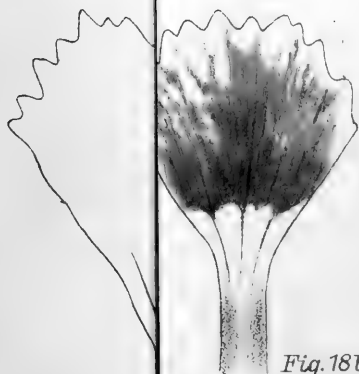


Fig. 18b.

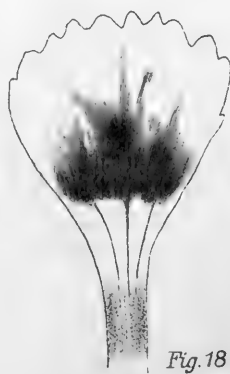


Fig. 18c.



Fig. 8.

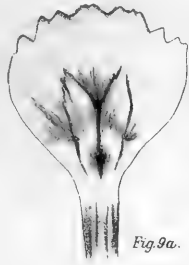


Fig. 9a.



Fig. 9b.



Fig. 10a.



Fig. 10b.

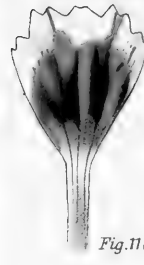


Fig. 11a.



Fig. 11b.

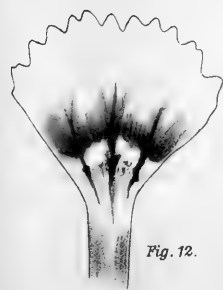


Fig. 12.

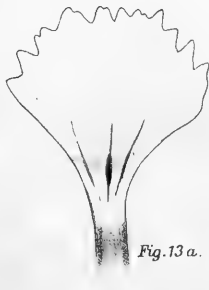


Fig. 13a.



Fig. 13b.

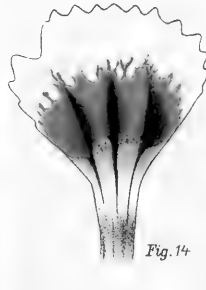


Fig. 14.

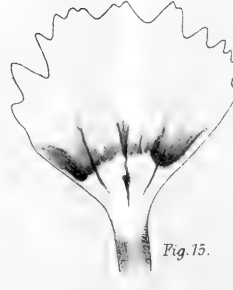


Fig. 15.

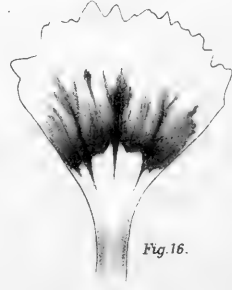


Fig. 16.

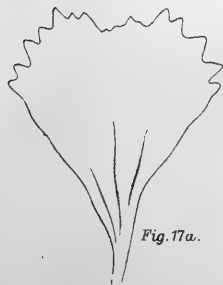


Fig. 17a.

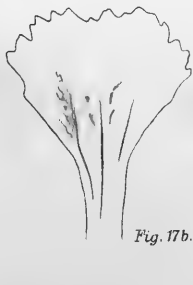


Fig. 17b.

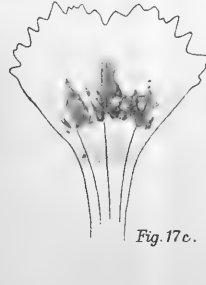


Fig. 17c.



Fig. 18a.

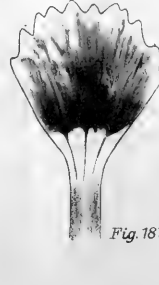


Fig. 18b.



Fig. 18c.



Die angegebenen Preise sind die im März 1922 gültigen; für das Ausland erhöhen sich dieselben durch den vorgeschriebenen Valuta-Zuschlag. Die Preise für gebundene Bände sind unverbindlich.

## Abhandlungen zur theoretischen Biologie

Herausgegeben von  
**Professor Dr. Julius Schaxel**  
Vorstand der Anstalt für Experimentelle Biologie der Universität Jena

Die Abhandlungen betreffen vorwiegend die Erleichterung des Gefüges der Begriffe, in denen die Ergebnisse planmäßiger Forschung vollständig und geordnet Aufnahme finden. Aus der Zusammenarbeit von Biologen und Philosophen sind bisher hervorgegangen:

- Heft 1. **Über die Darstellung allgemeiner Biologie** von Julius Schaxel. Gehftet 27 Mk.
2. **Das Problem der historischen Biologie** von Richard Kröner. Gehftet 21 Mk.
3. **Der Begriff der organischen Form** von Hans Driesch. Gehftet 33 Mk.
4. **Die Gastpflege der Ameisen.** Eine biologische und philosophische Probleme von Erich Wasmann, S. J. Mit 1 Abb. im Text und 2 Doppeltafeln. Gehftet 51 Mk.
5. **Die Verwandtschaftsbegriffe in Biologie und Physik und die Darstellung vollständiger Stammbäume** von Kurt Lewin. Mit 11 Abbildungen im Text. Gehftet 18 Mk.
6. **Probiologie und Organisationsstufen, eine Hypothese und ihre Anwendung.** von Victor Franz. Gehftet 21 Mk.
7. **Die Grundfiktionen der Biologie** von Julius Schultz. Gehftet 35 Mk.
8. **Von den Aufgaben der Tierpsychologie** von Bastian Schmid. Gehftet 18 Mk.
9. **Rassen- und Artbildung** von Friedrich Alverdes. Gehftet 48 Mk.
10. **Botanische Betrachtungen über Alter und Tod** von Ernst Kuster. Gehftet 18 Mk.
11. **Reiz, Bedingung und Ursache in der Biologie** von Paul Jensen. Gehftet 24 Mk.
12. **Über den Begriff des Stoffwechsels in der Biologie** von A. Gottschalk. Gehftet 18 Mk.
13. **Die Beziehungen der Lebenserscheinungen zum Bewußtsein** von Theodor Ziehen. Gehftet 21 Mk.
14. **Die Teleologie Kants und ihre Bedeutung für die Logik der Biologie** von Emil Ungerer. Gehftet 36 Mk.

Ausführliche Verlagsverzeichnisse kostenfrei

Inhaltsverzeichnis von Bd. XXVIII Heft 2/3

Abhandlungen

Tünzer, Ernst und Spittler, Walter. Das Zäckelschaf unter besonderer Berücksichtigung der Zuchten des landwirtschaftlichen Instituts der Universität Halle	89 - 206
Lillichfeld, T. A. Vererbungsstudien an <i>Dianthus barbatus</i> L. (Hierzu Tafel 1 und 2)	207 - 237

Kleinere Mitteilungen

Carrière, Reinhard. Über erbliche Olfaktorik, insbesondere das angewachsene Olfaktorium	238 - 242
Leitz, Fritz. Koppelung mit dem Geschlecht bei <i>Drosophila</i> im Geschlechtschromosom	243 - 244

Referate

Adametz, Leopold. Herkunft und Wanderungen der Hamiten, erschlossen aus ihren Hausrassen. Antonius	247
Mol. Dr. W. E. de Noorde. Rassen von et Wieren van vande vrede Varietäten von Bolkewassen (Wittgenstein)	248
Witte, Heinrich. Über die Wirkung von Spinnweben beim Farn <i>Adiantum</i> (Pilea pratense L.) und ihre Erblichkeit (Leuwig)	249

Verlag von Gebrüder Borntraeger in Berlin W 35

Die angegebenen Preise sind die im März 1925 gültigen. Für das Ausland erhöhen sie sich durch den vorgeschriebenen Valdia-Zuschlag. Die Preise für gebundene Bücher sind unverbindlich.

**Die stoffliche Grundlage der Vererbung** von Th. H. Morgan. Professor der experimentellen Zoologie an der Columbia-Universität in New York. Vom Verfasser autorisierte deutsche Ausgabe von Dr. Hans Nachtsheim. Mit 118 Abbildungen.  
Geheftet 105 Mk., gebunden 120 Mk.

**Mechanismus und Physiologie der Geschlechtsbestimmung** von Professor Dr. Richard Goldschmidt. Mitglied des Kaiser-Wilhelm-Instituts für Biologie. Mit zahlreichen Abbildungen.  
Geheftet 81 Mk., gebunden 96 Mk.

Ausführliche Verlagsverzeichnisse kostenfrei

BAND XXVIII HEFT 4 (Schlußheft von Bd. XXVIII)

**ZEITSCHRIFT**  
**FÜR**  
**INDUKTIVE ABSTAMMUNGS-**  
**UND**  
**VERERBUNGSLEHRE**

HERAUSGEGEBEN VON

**E. BAUR** (BERLIN), **C. CORRENS** (DAHLEM-BERLIN), **V. HAECKER** (HALLE),  
**G. STEINMANN** (BONN), **R. v. WETTSTEIN** (WIEN)

REDIGIERT VON

**E. BAUR** (BERLIN)

IN VERBINDUNG MIT

**H. NACHTSHEIM**-BERLIN (REF. ZOOL.), **E. SCHIEMANN**-BERLIN (NEUE LITER.),  
**G. STEINMANN**-BONN (REF. PAL., NEUE LITER. PAL.),  
**F. v. WETTSTEIN**-BERLIN (REF. BOTANIK)

LEIPZIG

VERLAG VON GEBRÜDER BORNTRAEGER

1922

Die „Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre“ erscheint in zwanglosen Heften, von denen vier einen Band von etwa 20 Druckbogen bilden.

Manuskripte, zur Besprechung bestimmte Bücher und Separata, sowie alle auf die Redaktion bezüglichen Anfragen und Mitteilungen sind an

**Prof. Dr. E. Baur, Berlin N 4, Invalidenstraße 42.**

Landwirtschaftliche Hochschule

zu senden; alle geschäftlichen Mitteilungen an die

**Verlagsbuchhandlung Gebrüder Borntraeger in Berlin W 35.**

**Schöneberger Ufer 12a.**

Die Mitarbeiter erhalten für Originalabhandlungen und Kleinere Mitteilungen ein Bogenhonorar von 64 Mk., für Referate 96 Mk., für Literaturlisten 128 Mk. Bei Originalabhandlungen von mehr als drei Druckbogen Umfang wird nur für die ersten drei Bogen Honorar gezahlt. Dissertationen werden nicht honoriert.

Der durch Textfiguren und größere Tabellen eingenommene Raum wird nur bis zu einem Umfang von je einer Seite pro Bogen honoriert.

Außergewöhnlich hohe Korrekturkosten, die durch unleserliche Manuskripte oder größere nachträgliche Änderungen am Texte verursacht sind, werden vom Honorar in Abzug gebracht.

Die Abhandlungen und Kleineren Mitteilungen können in deutscher, englischer, französischer oder italienischer Sprache verfaßt sein. Referiert wird im wesentlichen in deutscher Sprache.

Von den Abhandlungen werden den Autoren 50 Abzüge ohne besonderen Titel auf dem Umschlag kostenfrei geliefert, von den „Kleineren Mitteilungen“ gelangen nur auf besondere, rechtzeitige Bestellung 50 Freiabzüge zur Anfertigung. — Werden weitere Sonderabzüge gewünscht, so ist die Anzahl rechtzeitig, spätestens bei Rücksendung der ersten Korrektur, zu bestellen. Die über 50 Exemplare hinaus gewünschte Anzahl der Separata wird mit 3 Mk. für jeden Druckbogen berechnet. Ein besonderer Titel auf dem Umschlag kostet 40 Mk. Etwa gewünschte Änderungen der Paginierung werden besonders in Ansatz gebracht. Bei mehr als 50 Abzügen gelangt stets ohne besonderen Auftrag ein Umschlag mit besonderem Titel zur Verwendung.

Einseitig bedruckte Sonderabzüge der „Neuen Literatur“ können von den Abonnenten der Zeitschrift zum Preise von 60 Mk. für den Band bei rechtzeitiger Bestellung bezogen werden.

# Über zwei eigenartige Gynandromorphe des Schwammspinners *Lymantria dispar* L.

Von **Richard Goldschmidt** (Berlin-Dahlem) und **J. Machida** (Tokyo).

Hierzu Tafel 3 und 4 Textfiguren.)

(Eingegangen am 20. November 1921.)

Es liegt in der Literatur eine solche Fülle von Beschreibungen gynandromorpher Insekten vor (s. die neuesten Zusammenfassungen von Cockayne und Morgan), daß ihre Vermehrung nur dann gerechtfertigt werden kann, wenn Objekte gefunden werden, die von mehr als kasuistischem Interesse sind. Die im folgendem zu beschreibenden beiden Stücke haben in der Tat einige Eigenschaften, die ein beträchtliches entwicklungsphysiologisches Interesse beanspruchen. Sie wurden von den beiden Verfassern in ihren Zuchten erhalten, ohne daß eine Ursache für das Erscheinen bekannt wäre. Beides sind bilaterale Gynandromorphe (Halbseitenzwitter), eine Bezeichnung, die aber nicht für alle Einzelheiten zutrifft. Im folgenden sind die von den beiden Autoren gefundenen Stücke als Gyn. G. und Gyn. M. unterschieden.

## I. Einzelbeschreibung.

**1. Herkunft.** Gyn. G. erschien in einer sonst völlig normalen  $F_1$ -Zucht aus den Rassen Tokyo ♀ × Hokkaido<sup>1)</sup> ♂ neben 42 ♀ 44 ♂.

Gyn. M. erschien in einer  $F_4$ -Zucht aus der Kreuzung der gleichen Rassen neben 33 ♀ und 27 ♂. Weder in diesen noch anderen Kombinationen war in zwölfjähriger Zucht mit sicher mehr als 100000 Individuen jemals ein Gynandromorph erschienen. Über die Ursache des Auftretens ist nichts bekannt; es ist immerhin bemerkenswert, daß in

<sup>1)</sup> Wegen der Bedeutung dieser Rassen siehe Goldschmidt 1920a.

beiden Fällen Kreuzungen der Rassen Tokyo und Hokkaido involviert waren. Beide Individuen sind rechts ♂ und links ♀.

**2. Benehmen.** Der Gyn. G. war aus einer Puppe geschlüpft, die als ♂ registriert worden war, und machte bei oberflächlicher Betrachtung auch den Eindruck eines ♂. Er benahm sich auch mehr wie ein ♂, d. h. er versuchte bei Reizung zu fliegen, brachte es aber nur bis zu einem unvollkommenen Flattern. Dabei arbeiteten die beiden Körperhälften ganz harmonisch und nicht etwa so als wenn eine „psychische“ Trennung der beiden Körperhälften vorhanden gewesen wäre. Ein Kopulationsdrang fehlte beiden Geschlechtern gegenüber, auch wurde kein Versuch gemacht, die reichlich vorhandene weibliche Afterwolle abzureiben. Gyn. M. dagegen, der auch äußerlich zunächst wie ein ♀ wirkt, benahm sich auch wie ein ♀, aber es kopulierte ebenfalls nicht. Dagegen rieb es sich nach einigen Tagen Afterwolle ab.

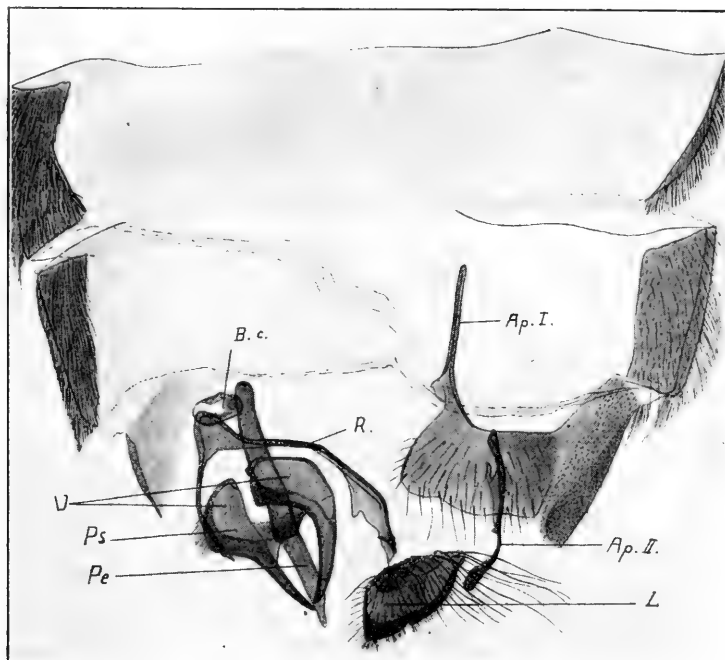
### 3. Äußere Organisation.

a) Der Kopf. Bei dem Gyn. G. ist die Farbe des Kopfes auf Scheitel und Stirn rechts männlich (braun), links weiblich (weiß) (s. Fig. 3, Taf. 3). Die rechte Antenne ist männlich, die linke weiblich. Die Labialtaster, die beim ♀ dunkler sind als beim ♂, sind ziemlich gleichartig von männlicher Farbe. Auch bei dem Gyn. M. ist die Farbe des Kopfes rechts männlich und links weiblich, und ebenso auch die Antennen (s. Fig. 2, 4, Taf. 3). Bei ihm folgen aber auch die Lippentaster der Einteilung in rechts weiblich und links männlich.

b) Das Abdomen. In beiden Individuen hat es Umfang und Form eines weiblichen Abdomens (Fig. 2, 4, 6, 7, Taf. 3). In beiden Individuen ist es nach rechts (der männlichen Seite) gebogen, was zeigt, daß das Wachstum des Abdomens rechts männlich und links weiblich war. Die Farbe des Abdomens ist bei Gyn. G. männlich, wobei der dunkle Rückenstreif nicht fehlt. Gyn. M. hat ein weiblich gefärbtes, weißes Abdomen, aber auf der Bauchseite ist die männliche Seite doch dunkler. Die Behaarung des Abdomens ist beim Gyn. G. mehr männlich, aber auf der weiblichen Seite ist Afterwolle vorhanden. Beim Gyn. M. ist sie ganz weiblich.

c) Der Thorax. Behaarung und Farbe des Thorax ist bei Gyn. G. männlich, bei Gyn. M. weiblich. Die Beine dagegen sind bei beiden Individuen rechts männlich, links weiblich, was sich hauptsächlich darin zeigt, daß tibia und tarsus des zweiten und dritten Beines auf der weiblichen Seite schwarze, auf der männlichen helle Behaarung zeigen (Fig. 4, Taf. 3).

d) Die Flügel. Das Verhalten der Flügel der beiden Gynandromorphen ist besonders bemerkenswert (Fig. 1, 2, 3, 5, Taf. 3). Gyn. G.: Die Form der Flügel ist beiderseits nahezu männlich. Die Symmetrie ist aber keine vollständige, vielmehr sind die Flügel auf der weiblichen Seite ein wenig schlanker und länger, wodurch sie sich ein wenig dem weiblichen Zustand nähern. Die Farbe und Beschuppung der Flügel ist rechts völlig männlich; links ist sie aber vorwiegend männlich mit

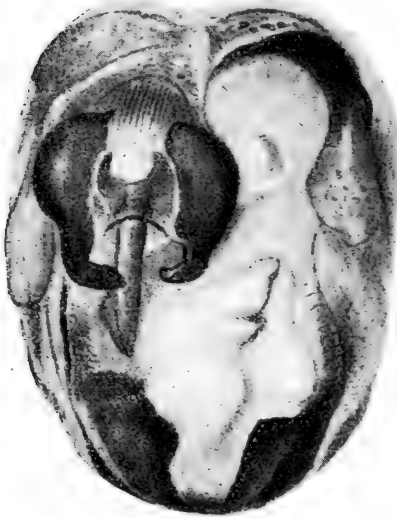


Textfig. A. Mazerierter Kopulationsapparat des Gyn. G.

unregelmäßig eingestreuten weiblichen Teilen (Fig. 1, 3, Taf. 3). Auf der Oberseite von Vorder- und Hinterflügel sind es unregelmäßige weiße Streifen und Keile, die aus dem braunen Untergrund hervortreten. Auf der Unterseite ist der größere Teil des Vorderflügels von weiblicher Farbe. Die von den Systematikern als Unterscheidungsmerkmal der Geschlechter besonders geschätzte Haftborste (frenulum) der Hinterflügelunterseite, die in eine Führung (retinaculum) des Vorderflügels paßt, ist auf beiden Seiten rein männlich. Gyn. M.: Die Flügelform ist rechts und links beträchtlich verschieden, indem die Flügel der

männlichen Seite kleiner sind. Trotzdem ist ihre Form nicht rein männlich sondern nähert sich mehr der länglichen weiblichen Form. Die Flügelfarbe ist auf beiden Seiten weiblich, aber auf der männlichen Seite liegen nahe den Flügelspitzen Gruppen brauner männlicher Schuppen! Das frenulum ist links weiblich und rechts männlich.

**4. Das Kopulationsorgan.** Bei beiden Individuen finden sich rechts Teile des männlichen, links Teile des weiblichen Kopulationsorgans. (Beschreibung des normalen Kopulationsorgans s. Goldschmidt



Textfig. B. Kopulationsorgane des Gyn. M  
ohne Mazeration.

1920). Gyn. G. (Textfig. A): rechts liegt ein männlicher Kopulationsapparat mit Penis (Pe), Penisscheide (Ps) und den beiden symmetrischen Valven (V). Vom Segmentring R ist etwa  $\frac{2}{3}$  vorhanden, der Rest mit dem Uncus fehlt. Auf der linken Seite liegt genau ein halber weiblicher Kopulationsapparat, bestehend aus dem zur Hälfte chitinierten Bursalsegment mit seiner Apophyse (Ap I) und der linken Labie (L) mit ihrer Apophyse (Ap II). Merkwürdigerweise liegt eine unvollkommene bursa copulatrix (B. c.) auf der männlichen Seite. Gyn. M. Das Bursalsegment ist weiblich auf der Dorsalseite und links bis teilweise ventral, männlich rechts und teilweise ventral, die unvollständige

Bursa selbst liegt auf der weiblichen Seite. Der eigentliche Kopulationsapparat scheint ähnlich zu sein wie bei Gyn. G. (Textfig. B). (Er wurde nur am ganzen Tier untersucht nicht nach Mazeration.) Aber es sind entweder zwei weibliche Labien oder eine Labie und ein Uncus vorhanden.

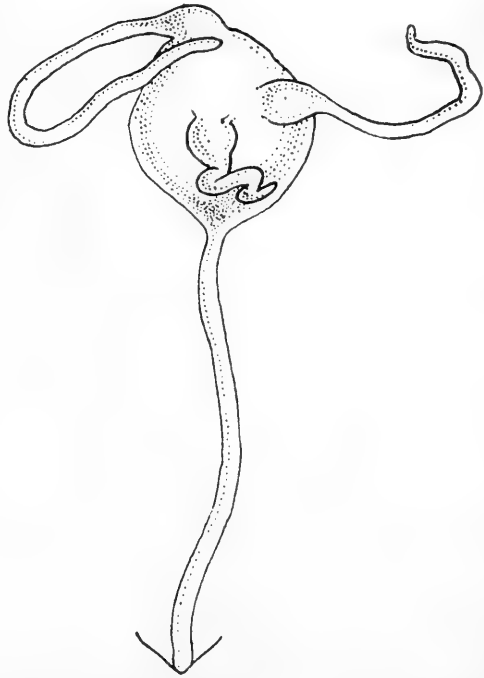
**5. Die inneren Genitalien.** Diese sind bei Gyn. G. höchst rudimentär (Textfig. C). Auf der weiblichen Körperseite fehlen innere Genitalien vollständig, auf der männlichen findet sich ein ductus ejaculatorius mit Samenblase und ein paar daran ansitzenden rudimentären Schläuchen, die wohl vas deferens und Kittdrüse darstellen. Von einer Geschlechtsdrüse konnte auch auf Schnitten keine Spur gefunden werden, doch



wird vermutet, daß ein abnormer Hoden vorhanden war, der bei der Präparation platzte. Dagegen besitzt Gyn. M. links einen halben weiblichen und rechts einen halben männlichen Apparat (Textfig. D). Der Hoden ist ein gelblicher unregelmäßiger Körper, der die typischen vier Follikel zeigt (Ho). (Beim normalen ♂ verwachsen die Hoden beider Körperseiten zu einer dunkel pigmentierten Kugel.) Vom vas deferens (V. d.) zweigt merkwürdigerweise ein Gang (\*) zur vagina (Va) ab, der vielleicht aus dem rechten Eileiter entstanden ist. Das vas deferens geht in die Samenblase über (V. s.), an der in typischer Weise die Anhangsdrüse sitzt. Dann folgt der ductus ejaculatorius, an dem ein unverständlicher Drüsenanhang hängt; der ductus mündet im Penis. Der weibliche Apparat zeigt die vier linken Ovarialschläuche (Ov); wenn auch ein wenig rudimentär, von denen drei im ganzen 19 fertige Eier enthalten. Vagina (Va), receptaculum seminis (Rs), bursa copulatrix (B. c.) und Anhangsdrüse sind im wesentlichen wie bei einem normalen Weibchen entwickelt.

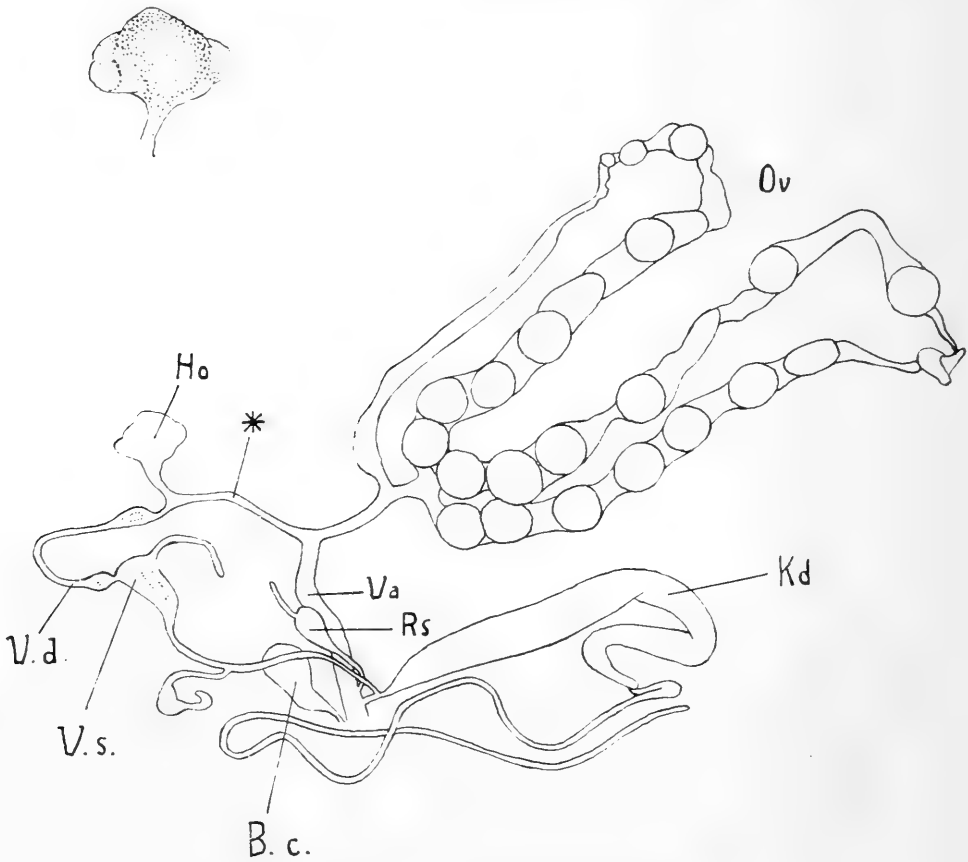
## II. Diskussion.

Über das Wesen des Gynandromorphismus sind wir jetzt im wesentlichen orientiert: er ist die Folge abnormer Verteilung der Geschlechtschromosomen, die es mit sich bringt, daß bestimmte Zellkomplexe weibliche, andere männliche Chromosomenkonstitution haben. Treten die abnormen Chromosomenverhältnisse so früh ein, daß die beiden ersten Furchungskerne 1 resp. 2 X-Chromosomen erhalten, so entsteht ein bilateraler Gynandromorph. (Literatur etc. s. bei Goldschmidt 1920b). Er muß dementsprechend genau in eine männliche und weibliche Hälfte halbiert sein. Bei unserm Objekt, dem Schwammspinner, kommen solche Stücke tatsächlich vor und sind auch mehrfach beschrieben worden.



Textfig. C.  
Innere Genitalien des Gyn. G.

Sie sind in allen Charakteren genau halbiert. Die hier beschriebenen beiden Stücke sind nun zweifellos echte bilaterale Gynandromorphe, denn Kopf, Antennen, Beine, Größe des Abdomens, Kopulationsapparat und (bei einem) innere Genitalien sind rechts völlig männlich und links völlig weiblich. Was nun zu erklären ist, ist, daß die Körper- und



Textfig. D. Innere Genitalien des Gyn. M.

Flügelfarbe, auch Flügelform beim einen Stück männlich, dem andern weiblich mit leichten Einsprengungen der Charaktere des andern Geschlechts erscheinen. Zweitens ist zu erklären, daß der Kopulationsapparat nicht aus zwei Halbapparaten besteht.

Der letzte Punkt beansprucht ein beträchtliches entwicklungsmechanisches Interesse, wenn wohl auch seine Erklärung eine recht

einfache ist. Bei dem genau untersuchten Organ des Gyn. G. ist der weibliche Teil tatsächlich genau ein halber weiblicher Apparat. Dagegen ist der männliche Teil fast vollständig. Die Entwicklungsgeschichte zeigt nun, daß der weibliche Kopulationsapparat, vor allem Labien und Apophysen symmetrische Bildungen darstellen, die sich rechts und links am Körperende differenzieren. So ist es nicht weiter merkwürdig, daß, wenn nur die linke Körperhälfte weiblich determiniert ist, auch nur die Hälfte des Apparates angelegt wird. Anders beim männlichen Kopulationsorgan. Seine Hauptteile, Penis und Valven, entwickeln sich aus einer medianen Tasche, dem Heroldschen Organ, in der dann zwei Paar Zapfen sich erheben, die sich zu Valven und Penis formen. Es kann sich nun beim Gynandromorphen nicht gut eine halbe Tasche bilden. Da nun die Tasche die entwicklungsgeschichtliche Voraussetzung für die zwei Paar Zapfen darstellt, so genügt das Entstehen der Tasche, um auch in ihr die symmetrische Zapfenbildung hervorzurufen, somit die Valven beider Seiten und einen vollständigen Penis. Entwicklungsmechanisch ist der Vorgang der Entstehung eines Ganzembryo aus einer isolierten Furchungszelle zu vergleichen, ein Vergleich, der dadurch noch an Bedeutung gewinnt, daß der männliche Kopulationsapparat des Gynandromorphen nur halb so groß ist als ein normaler Apparat.

Ein viel verwickelteres Problem stellt aber die Frage der Flügel-färbung unserer Gynandromorphen dar; um sie diskutieren zu können, müssen zunächst ein paar Tatsachen aus einem ganz andersartigen Phänomenkomplex, der Intersexualität herangezogen werden. (Wegen der Einzelheiten s. Goldschmidt 1920a) Intersexualität unterscheidet sich von Gynandromorphismus dadurch, daß bei gleichbleibender weiblicher (weibliche Intersexualität) oder männlicher (männliche Intersexualität) Chromosomenkonstitution das Geschlecht des Individuums von einem bestimmten Moment seiner Entwicklung an in das entgegengesetzte umspringt. So wird der ganze Körper, nach Maßgabe des zur Zeit des Umschlages erreichten Entwicklungszustandes, von der Geschlechtsumwandlung betroffen. Mosaikbildungen, wie sie den Gynandromorphismus charakterisieren, sollten daher ausgeschlossen sein. Sie fehlen in der Tat, mit Ausnahme der Flügelfärbung. In der Reihe männlicher Intersexualität wandelt sich die männliche Flügelfärbung in die weibliche um, indem Flecke weiblicher Färbung im männlichen Flügel auftreten, deren Umfang sich mit fortschreitender Intersexualität vergrößert. In den Anfangsstadien finden sich ganz ähnliche Zustände, wie sie der Gyn. G.

auf den Flügeln der weiblichen Seite zeigt. Bei weiblicher Intersexualität ist hingegen der Flügel meist ganz männlich gefärbt. Eine Ausnahme macht die Intersexualität, bei deren Hervorbringung eine ganz bestimmte Elternrasse (Gifu I) beteiligt ist. Bei dieser Serie verhält sich der Flügel intersexueller Weibchen genau wie die männliche Serie, zeigt also Mosaikbildungen. Die Anfangsstadien sehen aber ganz ähnlich aus wie die männliche Seite des Gyn. M., die Endstadien wie die weibliche Seite des Gyn. G.

Nun könnte man meinen, daß unsere Gynandromorphen vielleicht Mosaikbildungen nicht der beiden Geschlechter, sondern von weiblicher (resp. männlicher) Hälfte und intersexuellem Weibchen (resp. Männchen) seien. Dieser Gedanke, soweit er die beiden ganzen Körperhälften betrifft, ist abzulehnen. Denn dann müßte beim Gyn. G. die Seite mit gescheckten Flügeln männliche Antennen und Kopulationsapparat besitzen, die für die betreffende Intersexualitätsstufe charakteristisch ist. Entsprechend müßte die rechte Seite des Gyn. M. weibliche Antennen, Kopulationsapparat und Gonade besitzen an Stelle des umgekehrten Verhaltens. Eine zweite Möglichkeit wäre die, daß die linke Seite des Gyn. G. nicht schwache männliche sondern starke weibliche Intersexualität repräsentierte; umgekehrt der Gyn. M. Auch dies ist unmöglich, da dann ebenfalls Antennen, Gonaden, Kopulationsapparate das entgegengesetzte Verhalten zeigen müßten.

So bietet sich als dritte Möglichkeit die, daß zwar beide Gynandromorphe richtige Halbseitenzwitter sind, rechts männlich, links weiblich, daß aber Flügel- und Körperfarbe allein eine Ausnahme machen, indem sie bei Gyn. G. auf der weiblichen Seite stark weiblich intersexuell sind, Gyn. M. auf der männlichen Seite stark männlich intersexuell. Nun kommen allerdings diese beiden Kombinationen unter den Bastarden aus den Rassen, deren Kreuzung die Gynandromorphen entstammen, nicht vor. Es wäre aber schließlich möglich, eine durch abnorme Teilungen entstehende Chromosomenkombination auszudenken, die dergleichen möglich machte. Aber eine solche Interpretation wird sehr unwahrscheinlich, wenn wir feststellen, daß die Flügelform gar nicht dazu paßt; sie müßte nämlich dann bei Gyn. M. rechts nicht weiblich sein, bei Gyn. G. links männlich. Noch weniger paßt aber das Verhalten des Abdomens dazu. Denn dies ist nach Wachstum, Form und Behaarung ganz oder vorwiegend das eines Halbseitenzwitters, während die Farbe im wesentlichen mit den Flügeln geht. So ist doch wohl eine andere Erklärung nötig.

Die Erklärung muß nämlich anschließen an die Erklärung der ähnlichen Mosaikbildungen im intersexuellen Flügel. In den Untersuchungen über Intersexualität hat der eine von uns versucht, diese überaus schwierige Frage zu lösen. Die dort gefundenen Erklärungen haben sich aber durch neue Befunde als nicht haltbar erwiesen und nur ihre allgemeinste Form kann erhalten bleiben, nämlich, daß es sich um ein Teilproblem der noch so unklaren Entwicklungsphysiologie der Flügelzeichnung handelt. Wir müssen deshalb hier auf eine vollständige Diskussion verzichten, die nur im Zusammenhang mit den Tatsachen der Intersexualität erfolgen kann, und verweisen auf eine in Vorbereitung befindliche Arbeit des einen Autors, die demnächst in dieser Zeitschrift erscheinen wird. Nur die folgenden Bemerkungen mögen hier Platz finden. 1. Die beiden Geschlechter des Schwammspinners unterscheiden sich durch verschiedene Entwicklungsgeschwindigkeiten, die auch noch auf die einzelnen Entwicklungsperioden verschiedenartig verteilt sind. 2. Die Rassen, aus deren Kreuzung Intersexe und auch unsere Gynandromorphe hervorgehen, verhalten sich in diesem Punkt sehr verschieden. 3. Im befruchteten Ei scheinen diese zeitlichen Verhältnisse bereits festgelegt zu sein. 4. Sie würden infolgedessen von einer bei der ersten Furchungsteilung eintretenden Abnormität, die den Halbseitenzwitter erzeugt, nicht beeinflußt werden. Wenn der Gyn. G. genetisch ein ♂, der Gyn. M. genetisch ein ♀ ist, so wäre die Differenzierungsgeschwindigkeit gewisser Vorgänge bei ihnen nur männlich resp. weiblich. 5. Es steht fest, daß bei der Entstehung der Flügelfärbung Differenzierungsgeschwindigkeiten der Schuppen eine große Rolle spielen. 6. So folgt, daß das eigentümliche Verhalten des gynandromorphen Flügel dadurch, allgemein ausgedrückt, zustande kommt, daß ein Gynandromorph auf der genetischen Grundlage eines bestimmten Geschlechts entsteht und die vorausgegangene Rassenkreuzung absonderliche Verhältnisse der Differenzierungsgeschwindigkeiten schafft, die in die Entwicklungsphysiologie der Flügel entscheidend eingreifen. Die Einzelausführung dieser Erklärung muß, wie gesagt, der sehr verwickelten Diskussion des Gesamtproblems vorbehalten bleiben.

Anmerkung bei der Korrektur. Inzwischen ist der eine der Verfasser (Goldschmidt) in den Besitz eines besonders interessanten Materials gekommen, das ihm gestatten wird, auf die hier aufgeworfenen Probleme ausführlich zurückzukommen.

### Zitierte Literatur.

- Cockayne, E. A., 1915, Gynandromorphism and kindred problems. *Journal of Genetics*. Vol. 5.
- Goldschmidt, R., 1920a, Untersuchungen über Intersexualität. *Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs.* 23.
- 1920b, Mechanismus und Physiologie der Geschlechtsbestimmung. Berlin, Borntraeger, 1920.
- Morgan, Th. and Bridges, C. F., 1919, The origin of gynandromorphs. *Public. of Carnegie Inst. Washington*. Nr. 278.

### Erklärung zu Tafel 3.

- Fig. 1. Gyn. G. gespannt ohne Abdomen.
- Fig. 2. Gyn. M. gespannt (Zeichnung).
- Fig. 3. Gyn. G. Vorderende des lebenden Tieres.
- Fig. 4. Gyn. M. Abdomen ventral (Zeichnung).
- Fig. 5. Gyn. M.
- Fig. 6. Gyn. G. von der Bauchseite, lebend.
- Fig. 7. Gyn. G. von der Rückenseite, lebend, die Flügel zur Seite geschoben.

# Die Vererbung des Hermaphroditismus bei *Melandrium*.

Ein Beitrag zur Frage der Bestimmung und Vererbung des Geschlechts.

Von **Günther** und **Paula Hertwig**.

(Mit 10 Textfiguren.)

(Eingegangen am 31. Januar 1922.)

## Inhaltsübersicht.

	Seite
I. Einleitung und Beschreibung der Zwitter . . . . .	259
II. Schilderung der fünf Grundversuche . . . . .	262
III. Aufstellung der Erbformel . . . . .	269
IV. Prüfung der Formel auf Grund der Versuchsergebnisse . . . . .	271
A. Prüfung der fünf Grundversuche . . . . .	271
B. Beweise für die Existenz von drei genotypisch verschiedenen Weibchen . . . . .	275
C. Beweise für die Existenz von zwei genotypisch verschiedenen Zwittern . . . . .	278
D. Besprechung der Tabelle 11 . . . . .	280
V. Beschreibung von einigen Mißbildungen und weiteren Mutationen . . . . .	285
VI. Vergleich mit den Ergebnissen von G. H. Shull . . . . .	287
VII. Die Möglichkeit einer experimentellen Reproduktion der Zwittermutationen (Correns) . . . . .	288
VIII. Die Hypothese der quantitativen Grundlagen der Geschlechtsvererbung und der multiplen Allelomorphie. Ihre Vorzüge gegenüber älteren Theorien bei der Deutung der primären und sekundären Gemischt- und Getrennt- geschlechtlichkeit . . . . .	289
IX. Zusammenfassung der Versuchsergebnisse . . . . .	293

## I. Einleitung und Beschreibung der Zwitter.

Im Herbst 1913 fand Günther Hertwig in unserm Garten zwei Zwitterpflanzen von *Melandrium rubrum* mit einigen reifen Samenkapseln. Die Lichtnelken stammten aus Samen, der 1910 in Schierke im Harz gesammelt worden war. — 1915 wurde von einem ebenfalls

zwitterigen Nachkommen dieser Pflanze Samen geerntet, aus dem 1916 22 Pflanzen gezogen wurden, und zwar 7 ♀♀, 4 ♂♂, 9 ♂<sub>+</sub>♀<sub>+</sub> (Kultur A). — Wir beschlossen nun, die Vererbung der Zwitterigkeit an unserm Material genauer zu studieren und die Versuche in größerem Umfange aufzunehmen, und baten daher Professor Correns, Direktor des Kaiser-Wilhelm-Instituts für Biologie, Berlin-Dahlem, um die Erlaubnis, auf seinem Gelände und unter Benutzung seiner Gewächshäuser die Versuche ausführen zu dürfen. Herr Professor Correns kam uns in der liebenswürdigsten Weise entgegen, und es ist uns eine angenehme Pflicht, ihm an dieser Stelle unsern Dank auszusprechen.

Die Versuche, über die wir hier die erste Mitteilung machen, sind noch nicht völlig abgeschlossen und werden noch fortgeführt werden, namentlich zur Prüfung mehrerer Sonderfragen, die sich im Laufe der Untersuchungen ergaben. Auch müssen die zahlenmäßigen Ergebnisse nochmals mit ganz besonderer Sorgfalt geprüft werden. Da Günther Hertwig zuerst durch den Krieg, dann durch die Annahme einer Assistentenstelle in Frankfurt a. M. an der technischen Ausführung der Versuche gehindert wurde, mußten die Aussaaten, das Pikieren und Durchsehen der Pflanzen von Paula Hertwig allein ausgeführt werden. Die Übernahme einer Assistentenstelle am Anat. Biol. Institut Berlin in Vertretung der zum Kriegsdienst einberufenen Herren beschränkte auch ihre Zeit sehr stark, so daß es nicht möglich war, die Versuche in der wünschenswerten Ausdehnung durchzuführen. — Dennoch scheint uns unser Material eine theoretische Deutung bereits zu ermöglichen und soll daher unter Hinweis auf die Punkte, die noch der Ergänzung bedürfen, bekanntgegeben werden.

### Beschreibung der Zwitter.

*Melandrium rubrum*, ebenso wie *Melandrium album*, sind diözisch, d. h. die Pflanzen besitzen entweder nur weibliche oder nur männliche Blüten. Hin und wieder wurden vereinzelte Stöcke gefunden, die als zwitterig bezeichnet wurden. So beobachtete G. H. Shull zu wiederholten Malen das Auftreten von Zwittern und untersuchte sie auf ihre Erbllichkeit. Baur fand eine Neigung zur Zwitterigkeit bei *Melandrium angustifolium*, und schließlich berichtet Correns, daß durch Bestäubung mit altem Pollen die Zahl der auftretenden Zwitter von 0,043 auf 1,97% erhöht wird.

Die von uns im Laufe der Versuche beobachteten zwitterigen Stöcke sind nach den von Üxküll-Gyllenband eingeführten und auch von

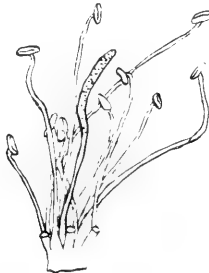


Correns in seiner Arbeit über die Geschlechtsbestimmung bei Distelarten gebrauchten Bezeichnungen, andromonözisch. Es kommen an einer Pflanze neben zwittrigen Blüten eine mehr oder minder große Zahl von rein männlichen Blüten vor. Die Anzahl der zwittrigen Blüten steht in Beziehung zu der Ausbildung des Gynäzeum. Je kräftiger der Fruchtknoten in den einzelnen Blüten entwickelt ist, desto größer ist die Zahl der zwittrigen Blüten; bei einer schwachen Ausbildung dagegen überwiegt die Zahl der rein männlichen Blüten, so daß man nur bei sehr genauer Beobachtung den zwittrigen Charakter der Pflanze überhaupt erkennen kann. In der Regel ist die erste Blüte eines Blüentriebes zwittrig, die später folgenden können unter Umständen alle rein männlich sein.

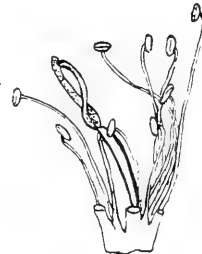
Die Beschaffenheit der einzelnen zwittrigen Blüte ist in den Textfiguren 1—5 skizziert<sup>1)</sup>. Die schwächste Ausbildung der Fruchtblätter



Textfig. 1.



Textfig. 2.



Textfig. 3.

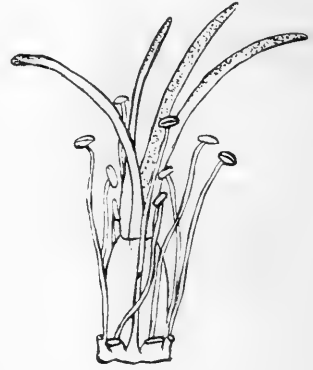
zeigt Fig. 2. Hier ist ein fadenförmiges Karpell mit einer papillösen Narbe vorhanden. In den Figg. 1 und 3 sind 2 Fruchtblätter zu einem auch noch recht schwächtigen Fruchtknoten verschmolzen. Ebenfalls nur 2 Fruchtblätter haben sich an der Bildung des Gynäzeum Fig. 4 beteiligt, doch enthalten beide Samenanlagen, und der Fruchtknoten ist infolgedessen kräftig ausgebildet. Die Figg. 3 und 4 sind Blüten derselben Pflanze (Nr. 20,121), von der auch Samen geerntet werden konnte. Den stärksten Grad der Ausbildung des Fruchtknotens sehen wir in Fig. 5. Nahezu alle Blüten der Pflanze 18,6131 waren zwittrig und setzten gut Samen an. An der Bildung des Fruchtknotens beteiligten sich 3, meistens 4 Fruchtblätter.

<sup>1)</sup> In den Textfiguren 1—5 sind Kelch- und Kronenblätter bis auf kurze Stummel entfernt.

Wir fanden also in Bezug auf die Stärke der Zwitterigkeit alle Übergänge zwischen Hermaphroditen, die sowohl nach der Zahl der zwittrigen Blüten, wie auch der Ausbildung der Fruchtblätter in diesen, fast reine Männchen waren, und Pflanzen, die einen kräftig entwickelten Fruchtknoten mit 4 Narben und fast nur zwittrige Blüten besaßen. Die Antheren waren meistens normal entwickelt und enthielten normalen Pollen, doch fand ich auch Zwitter mit mißbildetem, befruchtungsunfähigem Pollen.



Textfig. 4.



Textfig. 5.

## II. Schilderung der 5 Grundversuche.

Zur Erforschung der genetischen Beschaffenheit der Zwitter in Bezug auf die Vererbung des Geschlechtes wurden folgende 5 Grundversuche ausgeführt:

### Versuchsreihe I. Zwitter geselbstet.

Es wurde von 15 Zwittern Samen, der unter Isolation geerntet worden war, ausgesät. Die isolierten sowohl wie die unisolierten Kapseln der Zwitter enthalten immer eine große Anzahl von verkümmerten Samenanlagen. Die ausgesäten, nur z. T. normalen Samen keimten meistens schlecht. Es wurden insgesamt 1711 Samen gesät, davon keimten 635 Pflanzen und blühten nur 331. In 2 Kulturen vernichtete leider Raupenfraß eine größere Anzahl von pikierten Pflanzen, in allen Kulturen zeigt sich deutlich, daß die Samen schlecht keimen und schwächliche Pflanzen liefern, die nur z. T. zur Blüte kommen. Der Grund für das schlechte Verhältnis von gekeimten zu blühenden Pflanzen liegt z. T. darin, daß unser Urzwitter leider zu einer zweijährigen Sippe

Tabelle 1<sup>1)</sup>.

Nr.	Abstammung				Resultat			Zahl der			Bemerkungen	
					♀	♂	♂ +	Samen	Keim- linge	blühenden Pflanzen		
A	+♂ <sub>1</sub>	A <sup>1</sup>	×	+♂ <sub>1</sub>	A <sup>1</sup>	7	4	9	—	—	—	} Raupen- fraß
16,2	+♂ <sub>1</sub>	A <sup>1</sup>	×	+♂ <sub>1</sub>	A <sup>1</sup>	—	1	—	—	—	—	
17,2	+♂ <sub>1</sub>	A <sup>2</sup>	×	+♂ <sub>1</sub>	A <sup>2</sup>	1	—	—	—	—	—	
17,3	+♂ <sub>1</sub>	A <sup>3</sup>	×	+♂ <sub>1</sub>	A <sup>3</sup>	1	—	1	—	—	—	
18,13	+♂ <sub>1</sub>	16,4	×	+♂ <sub>1</sub>	16,4	33	2	27	} 408	132	71	
18,13f	+♂ <sub>1</sub>	16,423	×	+♂ <sub>1</sub>	16,423	4	—	5				
19,38	+♂ <sub>1</sub>	18,13f	×	+♂ <sub>1</sub>	18,13f	26	—	22	185	92	48	
19,40	+♂ <sub>1</sub>	18,8102	×	+♂ <sub>1</sub>	18,8102	16	—	21	70	47	37	
20,4	+♂ <sub>1</sub>	18,861	×	+♂ <sub>1</sub>	18,861	18	1	13	50	47	32	
20,5	+♂ <sub>1</sub>	18,8	×	+♂ <sub>1</sub>	18,8	23	1	15	200	72	39	
20,6	+♂ <sub>1</sub>	18,1312	×	+♂ <sub>1</sub>	18,1312	18	—	16	200	62	34	
20,7	+♂ <sub>1</sub>	18,1334	×	+♂ <sub>1</sub>	18,1334	3	—	5	170	32	8	
20,8	+♂ <sub>1</sub>	18,1341	×	+♂ <sub>1</sub>	18,1341	12	—	11	116	61	23	
20,9	+♂ <sub>1</sub>	18,13b	×	+♂ <sub>1</sub>	18,13b	5	1	1	220	40	7	
20,10	+♂ <sub>1</sub>	18,13f	×	+♂ <sub>1</sub>	18,13f	20	—	12	92	50	32	
Summe						187	10	158	1711	635	331	

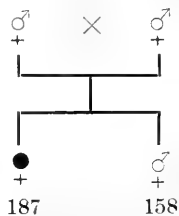
von *Melandrium* gehörte, die schwächlichen Pflanzen also überwintert werden mußten und während der kalten Jahreszeit z. T. eingingen.

Die ♂♂, die in manchen Kulturen (A, 16,2, 18,13, 20,4, 20,5, 20,9) vereinzelt auftraten, waren besonders schwächliche Pflanzen, die nur einen, meist bald welkenden Blütentrieb entwickelten. Wir halten sie, ihrer genetischen Konstitution nach, für Zwitter, die nur aus äußeren Gründen keine zwittrigen Blüten ausgebildet haben. Bei der Besprechung der Zwitter ist ja hervorgehoben worden, daß die Zahl der männlichen

<sup>1)</sup> Erklärung dieser und der folgenden Tabellen: Die ersten beiden fettgedruckten Zahlen beziehen sich auf den Jahrgang (1916—1920), die fettgedruckten Ziffern nach dem Komma bezeichnen die Kulturnummer, die dann folgenden Zahlen in gewöhnlichem Druck die jeweilige Pflanze.

Blüten eine sehr große sein kann und manche Triebe nur männliche Blüten aufweisen. Bei einem kurzlebigen Zwitter mit nur einem Blütentrieb ist die Möglichkeit natürlich gegeben, daß er phänotypisch als Männchen erscheint.

Die Annahme kann für ein Männchen aus Versuch A nachgewiesen werden. ♀ A<sup>1</sup> wurde sowohl mit Pollen von ♂ A<sup>1</sup> wie von ♂<sub>+</sub> A<sup>1</sup> bestäubt. In beiden Versuchen (Nr. 16,3 und 16,4 Tab. 5) bestand die Nachkommenschaft des ♀ A<sup>1</sup> aus ♀♀ und ♂<sub>+</sub>♂<sub>+</sub>. Wurde aber ein ♀ A mit einem nicht verwandten normalen ♂ bestäubt, so erhielten wir ♀ und ♂ (Versuch 17,6 Tab. 4). Der Pollen von ♂ A<sup>1</sup> verhielt sich also nicht wie Pollen eines normalen Männchens, sondern wie derjenige eines Zwitters. — Obgleich eine eingehendere Prüfung dieser „verkappten“ Zwitter noch nötig ist, glauben wir uns doch schon jetzt dazu berechtigt, zu sagen, daß Zwitter × Zwitter = Weibchen + Zwitter ergibt, und zwar erhielten wir, alle unsere Versuche zusammen gerechnet: 187 ♀♀ und 158 Zwitter (Textfig. 6<sup>1)</sup>).



Textfig. 6.

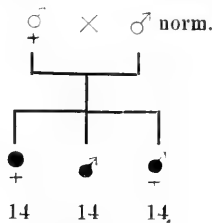
## Versuchsreihe II. Zwitter kastriert × ♂ normal.

Tabelle 2.

Nr.	Abstammung	Resultat			Zahl der		
		♀	♂	♂ <sub>+</sub>	Samen	Keimlinge	blühenden Pflanzen
16,1	♂ <sub>+</sub> A × ♂ norm. <i>album</i>	3	6	7	—	—	—
19,33	♂ <sub>+</sub> 18,11 × ♂ norm. <i>album</i>	11	8	7	45	26	26
Summe		14	14	14	—	—	—

<sup>1)</sup> In dieser, wie in allen folgenden schematischen Figuren, sind normale Weibchen und Männchen, sowie unsere Ausgangszwitter mit hellen Kreisen gezeichnet. Diejenigen Pflanzen der F<sub>1</sub>- und F<sub>2</sub>-Generation, die eine abweichende Erbformel besitzen, sind durch schwarze Kreise gekennzeichnet.

Die meisten von uns beobachteten Zwitter setzten, wenn überhaupt, sehr schlecht an. Nur wenige Blüten eines Stockes waren daher für Kastrationsversuche mit nachfolgender Fremdbestäubung aussichtsreich. Die notwendige Isolierung in Pergamenttüten beeinträchtigte auch noch die Ansatzfähigkeit. Aus allen diesen Gründen gelang der oben angeführte Versuch trotz vieler Bemühungen leider nur zweimal. Die 14 hier verzeichneten ♂♂ waren durchaus normale kräftige Pflanzen mit einer größeren Anzahl von Blütentrieben. Es liegt kein Anhaltspunkt vor, sie wie die auf Tabelle 1 verzeichneten ♂♂ für verkappte Zwitter zu halten, was sie in der Tat, wie weitere Versuche (Nr. 18, 11 Tab. 11) zeigten, auch nicht waren. — Die 14 Zwitter besaßen alle eine große Zahl rein männlicher Blüten, der Fruchtknoten war nur schwach ausgebildet. 13 Pflanzen setzten gar keine Samen an, und nur von der vierzehnten, die neben vereinzelt zwittertrigen auch viele männliche Blüten aufwies, konnte eine Kapsel geerntet werden. Die in diesem Versuch beobachteten Zwitter hatten also einen viel weniger starken weiblichen Einschlag als der Zwitter A, aus dessen Eiern sie entstanden waren. Textfigur 7 gibt das Resultat des Versuches Nr. II wieder.



Textfig. 7.

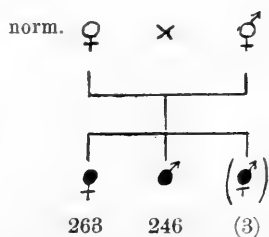
### Versuchsreihe III. Normales Weibchen $\times$ Pollen von Zwitter.

Auf der Tabelle 3 sind auch Bestäubungen (Nr. 17,4, 18,1, 18,2) mit dem Pollen eines ♂ angeführt. Es handelt sich hierbei um ♂♂, die unserer Ansicht nach (S. 263) als verkappte Zwitter zu betrachten sind. Die normalen mit unserm Versuchsstamm nicht verwandten ♀♀, waren z. T. *Mel. rubrum*, z. T. *Mel. album*. Das Versuchsergebnis blieb durch Bastardierung unbeeinflusst. — Von den 3 unter Nr. 20,15 aufgeführten Zwittern besaßen 2 nur einen fadenförmigen Fruchtknoten. Der dritte war etwas stärker weiblich mit 2 verschmolzenen Fruchtblättern und 2 Narben, hatte aber ebenfalls keinen Fruchtersatz. — Es ist möglich, daß in den anderen Versuchen derartige schwachweibliche

Tabelle 3.

Nr.	Abstammung	Resultat			Zahl der		
		♀	♂	+	Samen	Keimlinge	blühenden Pflanzen
17,4	♀ <sup>1</sup> <i>album</i> × ♂ A''	25	18	—	—	—	—
17,5	♀ <sup>2</sup> <i>album</i> × ♂ <sub>+</sub> A <sup>1</sup>	26	18	—	—	—	—
18,1	♀ <sup>3</sup> <i>album</i> × ♂ 16,2111	37	31	—	150	69	68
18,2	♀ <i>rubrum</i> × ♂ <sub>+</sub> 16,2111	6	11	—	22	22	17
18,3	♀ <i>album</i> × ♂ <sub>+</sub> 16,434	44	39	—	150	113	83
18,4	♀ <i>rubrum</i> × ♂ 16,434	36	47	—	95	85	83
18,14	♀ <i>rubrum</i> × ♂ 16,353	48	44	—	104	98	92
20,15	♀ <i>rubrum</i> × ♂ <sub>+</sub> 18,13f <sup>10</sup>	41	38	3	100	92	82
Summe		263	246	3	621	479	425

Zwitter übersehen worden sind, da in den Jahren 17 und 18, in denen die Versuche ausgeführt wurden, nicht mit der gleichen Sorgfalt wie in den Jahren 19 und 20 auf die erste Blüte eines Triebes geachtet wurde (Textfigur 8).



Textfig. 8.

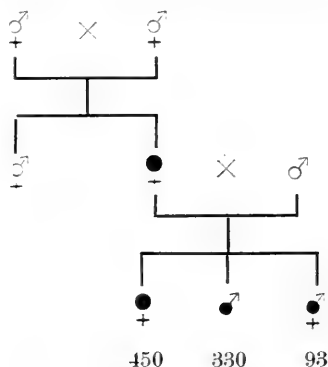
#### Versuchsreihe IV. Weibchen aus Zwitterzucht × Männchen normal.

Die Zusammenstellung (Tab. 4) zeigt, daß eine nicht unbeträchtliche Zahl von Zwittern neben ♂♂ und ♀♀ auftritt. Die Schwestern der Zwitter verhalten sich also anders wie normale Weibchen. Die meisten Zwitter neigen stark zum männlichen Typus, doch haben einige auch guten Samenansatz. Nr. 18,6 gehört der am besten ansetzende Zwitter

Tabelle 4.

Nr.	Abstammung	Resultat			Zahl der		
		♀	♂	♂ +	Samen	Keim- linge	blühenden Pflanzen
17,6	♀ A <sup>2</sup> × ♂ norm. alb.	82	46	—	200	132	128
18,5	♀ 16,363 × ♂ norm. alb.	32	41	7	100	84	80
18,6	♀ 16,333 × ♂ norm. rubr.	118	78	24	250	223	220
18,7	♀ 16,454 × ♂ norm. rubr.	63	43	5	120	114	111
19,4	♀ 16,442 × ♂ norm. rubr.	20	25	4	—	—	—
19,5	♀ 16,492 × ♂ norm. rubr.	25	23	7	—	—	—
19,11	♀ 18,1242 × ♂ norm. 214.	38	32	15	100	99	85
19,12	♀ 18,1242 × ♂ norm. alb.	37	14	18	100	75	69
19,13	♀ 18,1282 × ♂ norm. alb.	21	17	4	60	44	42
19,42	♀ 18,13f9 × ♂ norm. 214.	14	11	9	100	40	34
Summe:		450	330	93	1030	811	769

an, der in unsern Versuchen überhaupt auftrat. Das Resultat ist in Textfigur 9 dargestellt.



Textfig. 9.

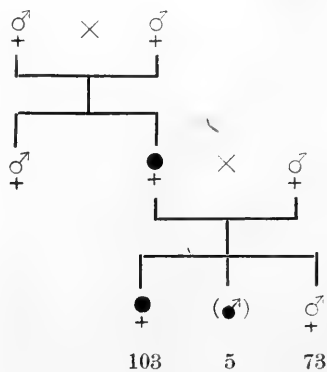
#### Versuchsreihe V. Weibchen aus Zwitterzucht × Zwitter.

Die auf der Tabelle 5 aufgeführten Versuche 16,3 und 16,4 beweisen, wie schon Seite 264 hervorgehoben wurde, daß ♂ A<sup>1</sup> und ♀ A<sup>1</sup> die gleiche Erbformel besitzen müssen, daß also ♂ A<sup>1</sup> eigentlich ein Zwitter ist und nur phänotypisch als Männchen erscheint. Das gleiche möchten wir für die 5 in diesen Versuchen erscheinenden ♂♂ behaupten, obgleich eine genetische Prüfung noch nachzuholen ist. Sie sind aber alle in unseren Protokollen als sehr schwache Pflanzen mit nur einem Blüentrieb beschrieben worden, ebenso wie die Männchen der Tabelle 1. Wir glauben

Tabelle 5.

Nr.	Abstammung	Resultat			Zahl der			Bemerkungen
		♀	♂	♂ +	Samen	Keim- linge	blühenden Pflanzen	
16,3	♀ A <sup>9</sup> × ♂ A <sup>1</sup>	25	—	22	80	57	47	Krankheit, im Winter eingegangen
16,4	♀ A <sup>1</sup> × ♂ A <sup>1</sup>	21	—	13	—	—	—	
18,8	♀ 16,451 × ♂ 16,471	21	1	17	150	54	39	
19,1	♀ 16,411 × ♂ 16,211	2	2	—	12	4	4	
19,6	♀ 16,410 × ♂ 16,491	1	1	2	100	86	4	
19,37	♀ 18,13f <sup>1</sup> × ♂ 18,13f <sup>8</sup>	13	—	13	100	49	26	
20,11	♀ 18,13f <sup>1</sup> × ♂ 18,13f <sup>10</sup>	20	1	6	100	65	27	
Summe:		103	5	73	542	315	147	

daher annehmen zu dürfen, daß ein Weibchen aus Zwitterzucht mit dem Pollen eines Zwitters bestäubt nur weibliche und zwittrige Nachkommen hat (Textfigur 10).



Textfig. 10.

Aus den 5 Versuchsreihen, die wir als die Grundversuche bezeichnen wollen, ergibt sich:

1. Die Eizellen des Zwitters übertragen die Eigenschaft zwittrig (Versuchsreihe 2).

2. Der Pollen eines Zwitters ist ebenfalls an der Vererbung der Zwitterigkeit beteiligt, denn vergleichen wir Versuch 1 mit Versuch 2, so



finden wir, daß die Eizellen eines Zwitter bei Selbstbestäubung keine männlichen Pflanzen (Versuch 1) wie bei Bestäubung mit normalem Pollen (Versuch 2) hervorbringen.

3. Die Schwestern der Zwitter, die sich äußerlich nicht vom normalen Weibchen unterscheiden, besitzen Eizellen, die ebenfalls die Eigenschaft zwittrig auf ihre Nachkommen übertragen (Versuch 4 und 5). Dieselben Versuche stützen gleichzeitig den Satz Nr. 2. Auch hier ist der Pollen des Zwitter und des normalen Männchens von ungleicher Wirksamkeit.

### III. Aufstellung der Erbformel.

Nachdem uns die Resultate dieser soeben geschilderten Grundversuche der Hauptsache nach bekannt waren, haben wir uns natürlich bemüht, eine Erbformel aufzustellen, die unsere Versuchsergebnisse zu erklären vermag. Der Gedankengang, der uns geleitet hat, mag hier kurz dargelegt werden.

Daß unsere hermaphroditischen *Melandrien* nicht gewöhnlichen monözischen bzw. hermaphroditen höheren Pflanzen in ihrer Erbformel gleichzusetzen sind, ergibt sich ohne weiteres aus dem verschiedenen Ausfall der Selbstbestäubung, die bei typischen Hermaphroditen bzw. Monözisten stets ihresgleichen, bei unsern hermaphroditen Lichtnelken dagegen Weibchen und Zwitter liefert. Aber unsere Zwitter sind auch, wie wir wohl mit Sicherheit annehmen dürfen, aus dem getrenntgeschlechtlichen diözischen Zustand, der bei *Melandrium* die Regel ist, durch Mutation hervorgegangen, somit stellt die Zwitterigkeit hier etwas sekundäres, neu erworbenes dar im Gegensatz zu dem primären hermaphroditen Zustand, wie er sich bei den meisten höheren Pflanzen findet und auch für die Vorfahren der jetzt diözischen Lichtnelken angenommen werden kann. — Während nun früher Correns und noch neuerdings Baur ein besonderes Gen für Gemischt- bzw. Getrenntgeschlechtlichkeit annehmen, hat G. Hertwig in seiner Schrift über das Sexualitätsproblem den primären hermaphroditen Zustand durch die Genformel FFMM ausgedrückt, wobei F und M, Erbfaktoren, die in weiblicher bzw. männlicher Richtung geschlechtsdifferierend wirksam sind, sich in ihrer Valenz das Gleichgewicht halten. Die besonderen lokalen Bedingungen entscheiden, ob ein Frucht- bzw. ein Staubblatt gebildet wird. Von diesem primären gemischtgeschlechtlichen Zustand läßt sich nun der getrenntgeschlechtliche dadurch ableiten, daß der F- oder der M-Faktor durch einen Mutationsvorgang verändert wird. Im

ersten Fall entsteht nach G. Hertwig Digametrie im männlichen, im anderen Fall im weiblichen Geschlecht.

Gerade bei *Melandrium* sind wir nun durch die Ergebnisse der Baur-Shullschen Versuche mit geschlechtsbegrenzter Vererbung der Mutation *Melandrium angustifolium* in der glücklichen Lage, daß wir das männliche Geschlecht als das digamete bezeichnen müssen, zumal da Correns durch seine Versuche mit verschiedenen alten Pollen das tatsächliche Vorhandensein von 2 Sorten Pollenkörner bei *Melandrium* experimentell sichergestellt hat. Wenn wir uns der Goldschmidtschen Erbformel bedienen, so lautet sie also bei *Melandrium* folgendermaßen:  $\underline{c} = FFMM$ ,  $\underline{c} = FfMM$ . Hierbei bedeutet M den Faktor für Männlichkeit, F- und f-Faktoren für Weiblichkeit, wobei f nicht das völlige Fehlen, sondern nur eine Potenzherabminderung, einen quantitativen Unterschied darstellt: 2 F übertreffen dann an Wirksamkeit die 2 M-Faktoren, es entsteht eine weibliche Pflanze, die aber, wie die Infektion mit *Ustilago violacea* lehrt, unter den besonderen durch den Pilz gesetzten lokalen Verhältnissen auch Pollenbeutel zur Entwicklung bringen kann; die beiden Faktoren Ff sind dagegen in ihrer Wirksamkeit den 2 M-Genen unterlegen und es bildet sich eine rein männliche Pflanze, die aber auch die Fähigkeit, Fruchtblätter hervorzubringen, latent besitzt, wie Shull's und unsere Mutationen zeigen. Denn mit größter Wahrscheinlichkeit leiten sich die von uns beobachteten Hermaphroditen von männlichen Pflanzen ab, die aber anstatt der rudimentären Fruchtblätter, wie sie bei *Melandrium*männchen die Regel sind, mehr oder minder ausgebildete Samenanlagen mit Eiern besitzen. Da nun diese Zwitterigkeit sich im Gegensatz zu der durch *Ustilago* bewirkten Zwitterigkeit der weiblichen *Melandrium*blüte vererbt, also genotypisch bedingt ist, so ist der Schluß gerechtfertigt, daß das normale Stärkeverhältnis, das bei den typischen Männchen zwischen Ff einerseits und MM andererseits besteht, bei unsern Hermaphroditen zu gunsten der Weibchenfaktoren verschoben ist, so daß diese stärker zur Wirkung kommen, als es gewöhnlich die Regel ist.

Zwei Erklärungsmöglichkeiten liegen vor, entweder sind MM, die beiden Faktoren für Männlichkeit abgeschwächt, oder es sind die beiden Faktoren Ff in ihrer Potenz durch einen Mutationsvorgang verstärkt. Wir haben auf Grund unserer Kreuzungsversuche beide Möglichkeiten geprüft und uns für verstärkte Wirksamkeit von Ff entschieden, wobei es aber nicht genügt, nur einen Faktor, F oder f als verändert anzunehmen, ein Fall, der unserer Meinung nach z. B. bei

den erwähnten Hermaphroditen von Shull verwirklicht ist. Wir sind vielmehr, um unsere Versuchsergebnisse zu erklären, zu der Annahme gezwungen, daß sowohl  $F$  wie  $f$  eine gleiche prozentuale Potenzerrhöhung erfahren haben, die natürlich, da ja  $F$  quantitativ  $f$  überlegen ist, für das so mutierte  $F$  einen größeren Potenzzuwachs bedeutet als für das gleichsinnig mutierte  $f$ . — Wir wollen im folgenden die mutierten Faktoren durch die Symbole  $F^1$  und  $f^1$  bezeichnen. — Ein Zahlenbeispiel wird das Gesagte am besten erläutern. Setzen wir  $F = 50$ ,  $f = 20$  und  $M = 40$  und nehmen wir eine Erhöhung der Potenz von  $F$  und  $f$  um 20% an, so wird beim Zwitter ( $F^1f^1MM$ )  $F^1$  den Wert 60,  $f^1$  den Wert 24 haben und das Verhältnis von  $F^1f^1:MM$  ist gleich 84:80, anstatt 70:80 bei einem normalen Männchen.

Nur durch die hier dargelegten Annahmen einer gleichzeitigen und gleichsinnigen quantitativen Veränderung der beiden Faktoren  $F$  und  $f$  lassen sich die Resultate unserer Grundversuche verstehen. Zu der Annahme einer Valenzänderung des  $F$  zwingen uns die Grundversuche 4 und 5; denn die Schwestern der Zwitter übertragen die Eigenschaft zwittrig auf ihre Nachkommen. Auf Grund des ungleichen Ausfalls der Grundversuche 4 und 5 ist eine Valenzänderung des  $f$  zu fordern, deren geringere quantitative Wirksamkeit aus einem Vergleich mit Versuch 3 hervorgeht.

#### IV. Prüfung der Formel auf Grund der Versuchsergebnisse.

Es ist nun unsere Aufgabe, die genetische Formel auf ihre Brauchbarkeit zu prüfen. Zu verlangen ist, daß sie nicht nur ein bequemes Symbol zur Veranschaulichung der bereits in Worten dargestellten Resultate ist, sondern darüber hinaus Aussagen gestattet über die sexuellen Eigenschaften der in den Versuchen entstehenden Männchen, Weibchen und Zwitter. Weitere, z. T. schon ausgeführte Versuche haben dann zu zeigen, ob die Konsequenzen, die aus der Formel zu ziehen sind, den experimentellen Tatsachen entsprechen.

##### A. Prüfung der 5 Grundversuche.

Wenn eine zwittrige Pflanze die Gene  $F^1f^1MM$  besitzt, so ist es sehr wahrscheinlich, daß sie sowohl zweierlei Arten von Eizellen wie Pollenkörner ausbildet, und zwar 50% Eier und Pollenkörner mit den

Genen  $F^1M$ , 50% mit  $f^1M$ . — Bei Selbstbestäubung wären Pflanzen von der Konstitution  $F^1F^1MM + 2F^1f^1MM + f^1f^1MM$  zu erwarten. — Es werden also Weibchen ( $F^1F^1MM$ ) gebildet, die sich von normalen Weibchen durch die verstärkte Potenz des  $F$  unterscheiden. Das entspricht unsern Resultaten, da ja die Schwestern der Zwitter sich in der Tat anders verhalten wie normale Weibchen. (Versuchsreihen 4 und 5). Ferner entstehen Zwitter ( $F^1f^1MM$ ), die die gleiche Erbformel wie die Ausgangszwitter haben, also bei Selbstbestäubung wieder Weibchen und Zwitter liefern müssen. Versuche 18,13; 18,13f; 19,38; 20,6—20,10 dienen zur Bestätigung (Tabelle I). — Schließlich müßte man noch Pflanzen finden, die als homozygote Männchen zu bezeichnen wären ( $f^1f^1MM$ ). Solche homozygoten Männchen, die ja mit normalen Weibchen eine rein männliche Nachkommenschaft geben müßten, konnten nicht nachgewiesen werden. Die wenigen in der Tabelle 1 aufgeführten Männchen sind jedenfalls nicht mit ihnen identisch, da sie ja, wie wir auf Seite 13 dargelegt haben, als verkappte Zwitter anzusehen sind. Es ist anzunehmen, daß die  $f^1f^1MM$ -Kombination nicht lebensfähig ist, und während der Samenbildung zu Grunde geht. Hierfür sprechen die vielen verkümmerten Samen der Zwitter. — Correns erwartet theoretisch bei seinen Versuchen über die Geschlechtsbestimmung bei *Cirsium arvense* ebenfalls das Auftreten von homozygotischen (25%) neben heterozygotischen (50%) Männchen. Er konnte sie jedoch im Experiment auch nicht nachweisen. Die Zahlen der  $F_1$ -Generation machen ein Zugrundegehen der homozygoten Männchen auch hier wahrscheinlich.

Unsere Formel stimmt also gut mit den Versuchsergebnissen überein bis auf einen Punkt, der noch erörtert werden muß. Nach der Formel wäre zu erwarten, daß auf 1 ♀ 2 ♂♂ kommen. Das ist bei unseren Zahlen 187 ♀♀ : 168 ♂♂ nicht der Fall. — Nun sind unsere Zahlen vorläufig noch zu klein, um Endgültiges über die Zahlenverhältnisse aussagen zu können. Auch sind die Verluste sowohl bei der Keimung, als wie beim Auswintern der Pflanzen so hoch, daß sich hieraus die zu geringe Zahl der Zwitter erklären kann, zumal es, wie Correns 1918 angibt und wie ich glaube bestätigen zu können, ein sekundäres Geschlechtsmerkmal der Männchen, resp. Zwitter zu sein scheint, später zu blühen, wie die Weibchen. Sie wären somit der Gefahr der Auswinterung stärker ausgesetzt.

Eine weitere Überlegung zeigt übrigens, daß auf 187 ♀♀ auch kaum 374 Zwitter zu erwarten wären, selbst wenn es gelänge, alle Pflanzen zur Blüte zu bringen. Wie wir durch die Untersuchungen

von Correns wissen, wird durch starke Bestäubung das Geschlechtsverhältnis zu Ungunsten der Männchen verschoben. Da die Zwitter in ihren Fruchtknoten, die ja aus der Verschmelzung von 3—4 Fruchtblättern entstehen, nur eine geringe Anzahl von Eiern ausbilden, so liegt bei der Selbstbestäubung der Zwitter eine Bestäubung mit relativ sehr viel Pollen vor, die also ein Überwiegen der Weibchen zur Folge haben müßte.

Legen wir die Zahlen von Correns zugrunde, die hier natürlich nur dazu dienen können, das Gesagte durch ein Beispiel zu veranschaulichen, und selbstverständlich nicht ohne weiteres auf unsere Versuche übertragen werden dürfen, so ergibt sich folgendes Bild: Bei starker Bestäubung sind nach Correns auf  $68 \text{ } \ominus \ominus : 32 \text{ } \overset{\sigma}{+} \overset{\sigma}{+}$  zu erwarten; bei unsern stark bestäubten Zwittern demnach auf  $187 \text{ } \ominus \ominus : 275 \text{ } \overset{\sigma}{+} \overset{\sigma}{+}$ <sup>1)</sup>, also rund 100 Zwitter weniger, als nach der theoretischen Erwartung ohne Beachtung der verschiedenen Zuwachsgeschwindigkeit der beiden Arten von Pollenkörnern existieren müßten.

Man muß also wohl zugeben, daß äußere und physiologische Verhältnisse das nach unserer Erbformel theoretisch zu erwartende Zahlenverhältnis 1 : 2 weitgehend verschieben können. Immerhin ist es aber wahrscheinlich, daß die Abweichung von der postulierten Zahl sich auf diese Weise nicht restlos erklärt. Somit wäre auch an ein Zugrundegehen von Eiern mit bestimmter Genenkombination zu denken, etwa, daß Eier mit dem Gen *f* nicht gebildet werden, oder nicht existenzfähig sind. Die *Oenothera*-Literatur liefert vergleichbare Beispiele. Nun ist, wie wir bei Besprechung der Shull'schen Versuche auf S. 288 noch kurz hervorheben werden, kaum ein Zugrundegehen sämtlicher Eizellen mit dem Faktor *f* wahrscheinlich. Doch wäre nachzuprüfen, ob nicht Verhältnisse vorliegen, wie sie Renner jüngst bei der heterogamen *Oenothera muricata* beschrieben hat. — Weitere Versuche und cytologische Nachprüfung sind jedenfalls notwendig, und wir wollen, ehe sie nicht positive Ergebnisse gezeitigt haben, auf die weiteren Konsequenzen der Annahme: Bildung von nur einer Sorte von Eizellen nicht weiter eingehen.

<sup>1)</sup> Legt man die Zahlen von Correns zugrunde, so sind bei Selbstbestäubung der Zwitter zu erwarten:  $68 \text{ } \ominus \ominus + 68 \text{ } \overset{\sigma}{+} \overset{\sigma}{+} + 32 \text{ } \overset{\sigma}{+} \overset{\sigma}{+}$ , denn es werden ja auch  $\overset{\sigma}{+} \overset{\sigma}{+}$  durch Befruchtung der Eizellen *f* mit Pollen *F* gebildet. Also bei  $187 \text{ } \ominus \ominus$  sind zu erwarten:  $187 \text{ } \overset{\sigma}{+} \overset{\sigma}{+} + \frac{187 \cdot 32}{68} \text{ } \overset{\sigma}{+} \overset{\sigma}{+} = 187 \text{ } \overset{\sigma}{+} \overset{\sigma}{+} + 88 \text{ } \overset{\sigma}{+} \overset{\sigma}{+} = 275 \text{ } \overset{\sigma}{+} \overset{\sigma}{+}$ .

Was sagt nun unsere Erbformel über die andern Grundversuche aus? In Versuchsreihe 2 war ein kastrierter Zwitter mit normalem Pollen bestäubt worden. Wir erhalten  $F^1f^1MM \times FfMM = F^1FMM + F^1fMM + F^1fMM$ , also Weibchen, die sich von den normalen, sowie von den Weibchen des ersten Grundversuches durch die Potenz der F-Werte unterscheiden, ferner Zwitter, die aber schwächer weiblich als der Ausgangszwitter sind, und schließlich Pflanzen  $Ff^1MM$ , die wohl als Männchen mit einer Neigung zur Zwitterigkeit bezeichnet werden müssen. Mit Hilfe unseres Zahlenbeispiels auf S. 271 kann man sich den Unterschied der einzelnen Genotypen leicht klar machen. —

Unsere Resultate stimmen gut mit den Erwartungen überein, die sich aus unserer Erbformel ergeben. Wir erhielten 14 ♀♀, 14 ♂♂ und 14  $\frac{\sigma}{+}\frac{\sigma}{+}$ , die, wie auf Seite 265 beschrieben, sehr schwach weiblich waren. Es ist natürlich auch noch mit der Möglichkeit zu rechnen, daß die Zwitterigkeit der  $F^1fMM$ -Pflanzen z. T. übersehen wurde und sie als  $\sigma\sigma$  aufgeführt wurden.

#### Versuchsreihe 3.

Normales ♀  $\times \frac{\sigma}{+}\frac{\sigma}{+} = FFMM \times F^1f^1MM = FF^1MM + Ff^1MM$ . Wir finden wieder dieselben ♀♀ und ♂♂, wie sie auch bei Nr. 2 auftraten. Unsere Versuchszahlen sind 264 ♀♀ + 236 ♂♂ + 3  $\frac{\sigma}{+}\frac{\sigma}{+}$ . Die 3  $\frac{\sigma}{+}\frac{\sigma}{+}$ , die nebst vielen männlichen Blüten, einige mit einem fadenförmigen Fruchtknoten besaßen (siehe Seite 266), zeigen anscheinend nur die Möglichkeit, daß die  $Ff^1MM$ -Pflanzen eine größere Neigung zur Ausbildung weiblicher Geschlechtscharaktere besitzen, wie normale Männchen.

#### Versuchsreihe 4. Weibchen aus Zwitterzucht $\times \sigma$ normal.

$$F^1F^1MM \times FfMM = F^1FMM \times F^1fMM.$$

Erhalten wurden 450 ♀♀, 330 ♂♂, 93  $\frac{\sigma}{+}\frac{\sigma}{+}$ . Es müßten demnach die auftretenden Männchen und Zwitter nur phänotypisch, aber nicht genotypisch verschieden sein. Da wir wissen, daß selbst die  $F^1f^1MM$  Zwitter gelegentlich, hier wohl meist unter ungünstigen äußeren Bedingungen, als Männchen erscheinen können, so ist es wohl begreiflich, daß viele  $F^1fMM$  Pflanzen keine, oder nur wenige übersehene zwittrige Blüten hatten. Ist doch das Verhältnis von  $F^1f:MM$ , das unserer Ansicht nach für die Ausbildung der Zwitterigkeit maßgebend ist, dem normalen Zustand des Männchens mehr angenähert, als bei unsern Ausgangszwittern  $F^1f^1MM$ . Der experimentelle Beweis der

genetischen Gleichartigkeit der Männchen und Zwitter steht noch aus. Er ist auch ziemlich schwer zu führen, da ja erst durch den Umweg über ein Weibchen die verstärkte Potenz des F nachgewiesen werden kann.

Versuchsreihe 5. Weibchen aus Zwitterzucht  $\times$  Zwitter.

$$\mathbf{F^1F^1MM} \times \mathbf{F^1F^1MM} = \mathbf{F^1F^1MM} + \mathbf{F^1F^1MM}.$$

Noch schlagender wie der vorige Versuch zeigt sich hier die genotypische Verschiedenheit der Weibchen aus der Zwitterzucht von normalen Weibchen. Das Versuchsergebnis bestätigt gut die Erbformel, wir erhielten  $103 \text{ } \text{♀} \text{♀} + 73 \text{ } \text{♂}^+ \text{♂}^+ + 5 \text{ } \text{♂} \text{♂}$ , (siehe Seite 268) die Weibchen haben die gleiche Formel wie ihre Mutter, wie die Versuche 18,8, 19,1, 19,6 Tabelle 5 bestätigen. Die Zwitter haben die Formel  $\mathbf{F^1F^1MM}$ , geben also bei Selbstbestäubung wieder  $\text{♀} \text{♀}$  und  $\text{♂}^+ \text{♂}^+$ , was die Versuche 18,13 und 18,13f Tabelle I bestätigen.

### B. Beweise für die Existenz von 3 genotypisch verschiedenen Weibchen.

Rückblickend können wir sagen, daß die Ergebnisse der 5 Grundversuche den Anforderungen unserer Erbformel entsprechen, die uns gleichzeitig die Wege zeigt, wie ihre Gültigkeit weiter geprüft werden muß. Ein Teil der Prüfungen ist schon ausgeführt und soll mit dem Tabellenmaterial besprochen werden. Wenn unsere Voraussetzungen richtig sind, dann existieren 3 genotypisch verschiedene Weibchen mit den Formeln  $\mathbf{FFMM}$  (normal),  $\mathbf{F^1FMM}$  und  $\mathbf{F^1F^1MM}$ ; 2 genotypisch verschiedene Zwitter ( $\mathbf{F^1F^1MM}$  und  $\mathbf{F^1fMM}$ ), die sich auch äußerlich insofern unterscheiden als die  $\mathbf{F^1fMM}$  Zwitter mehr den Typus von männlichen Pflanzen haben, ja sogar häufig phänotypisch Männchen sind, und schließlich 2 verschiedene Männchen mit den Formeln  $\mathbf{FfMM}$  (normal) und  $\mathbf{Ff^1MM}$ . Letztere können einen fadenförmigen Fruchtknoten besitzen, setzen aber nicht an, sondern sind funktionell stets Männchen. Es gilt nun, die verschiedenen Formen nachzuweisen. Da unter Nr. 4 und 5 bereits 2 Versuchsreihen mit den  $\mathbf{F^1F^1MM}$  Weibchen (und zwar Nr. 4  $\times$  Männchen normal, Nr. 5  $\times$   $\mathbf{F^1F^1MM}$  Zwitter) besprochen wurden, schließen sich hier wohl am besten die noch möglichen 2 Kombinationen: Bestäubung mit Pollen eines  $\mathbf{F^1fMM}$  Zwitters und eines  $\mathbf{Ff^1MM}$  Männchens an, Versuche, welche die Existenz der verschiedenen Zwitter gut bestätigen.

Versuchsreihe 6. Weibchen aus Zwitterzucht  $\times$  schwacher Zwitter.

$$\mathbf{F^1F^1MM} \times \mathbf{F^1fMM} = \mathbf{F^1F^1MM} + \mathbf{F^1fMM}.$$

Tabelle 6.

Nr.	Abstammung	Resultat			Zahl der		
		♀	♂	♀	Samen	Keimlinge	blühenden Pflanzen
20,12	♀ 18,13 f 9 $\times$ ♀ <sub>+</sub> 18,7 35	40	21	7	100	87	68
20,13	♀ 18,13 f 9 $\times$ ♂ 18,7	29	19	14	100	80	62
20,14	♀ 18,13 f 9 $\times$ ♂ <sub>+</sub> 19,28 15	11	—	4	150	15	15
20,20	♀ 19,28 12 $\times$ ♂ <sub>+</sub> 19,28 35	12	—	8	91	39	20
Summe		92	40	33	441	221	165

Nur ein einziger von den Zwittern (Nr. 20,1412) setzte an, und dieser nur 1 Kapsel mit wenig Samen. Das paßt gut zu der Annahme, daß die Zwitter die Formel  $\mathbf{F^1fMM}$  besitzen und unterscheidet sie von den Zwittern der Tabelle 5, die entsprechend ihrer Formel  $\mathbf{F^1f^1MM}$  fast alle Ansatz zeigten. Daß in Nr. 20,14 und 20,20 alle  $\mathbf{F^1fMM}$  als Zwitter erkannt wurden, liegt wohl an der besonders sorgfältigen Durchsicht der kleinen Beete, so daß auch bei Pflanzen mit vorwiegend männlichen Blüten die Zwitterigkeit festgestellt werden konnte.

Versuch 7. Weibchen aus Zwitterzucht  $\times$  Männchen.

$$\mathbf{F^1F^1MM} \times \mathbf{Ff^1MM} = \mathbf{F^1FMM} + \mathbf{F^1f^1MM}.$$

Dieser Versuch ist fraglos einer der interessantesten und beweisendsten für die Existenz von  $\mathbf{F^1F^1MM}$  Weibchen und  $\mathbf{Ff^1MM}$  Männchen. Müssen hiernach doch phänotypisch vom normalen Männchen und Weibchen nicht zu unterscheidende Pflanzen eine Nachkommenschaft geben, bei der die Zwitter an Stelle der Männchen treten. Im Jahre 1921 wurde eine entsprechende Aussaat gemacht, deren Ergebnis ich hier schon mitteile, obgleich noch nicht alle Pflanzen geblüht haben. Das Weibchen 19,2662 (Tabelle 11) wurde mit Pollen des Männchens 20,1516 (Tabelle 11) bestäubt (Versuch 21,12). Es blühten bis jetzt 14 ♀♀ + 39 ♂♂ + 4 ♂♂. 31 Pflanzen haben noch nicht geblüht, 2 von den Männchen sind als sehr schwächliche Pflanzen bezeichnet. Ich glaube, die 4 ♂♂ werden sich im nächsten Jahr auch als hermaphroditisch her-



ausstellen, so daß das bisherige Resultat durchaus als übereinstimmend mit unserer Formel bezeichnet werden kann.

Hiermit wären die Kombinationsmöglichkeiten mit den  $F^1F^1MM$  Weibchen erschöpft, und es gilt nun die Existenz der  $F^1FMM$  Weibchen nachzuweisen. — Die abweichende genotypische Konstitution der  $F^1FMM$  Weibchen von normalen Weibchen zeigt am besten eine Bestäubung mit normalem Pollen:

$$F^1FMM \times FfMM = F^1FMM + FFMM + F^1fMM + FfMM.$$

Versuch 20,19, ♀ 18,1411 × ♂ norm. 214 ergab 51 ♀♀, 14 ♂♂, 11 ♂♀ entsprechend der obigen Formel. Die Zwitter setzten nicht an, wie es für  $F^1fMM$ -Zwitter die Regel ist.

Während ein  $F^1F^1MM$ -Weibchen mit einem  $Ff$ -Männchen, wie auf S. 276 erläutert wurde, nur ♂♂ und ♀♀ liefert, ergibt die Kombination  $F^1FMM \times F^1fMM = F^1FMM + FFMM + F^1f^1MM + Ff^1MM$ , also Weibchen, Männchen und Zwitter. (Tabelle 7.)

Tabelle 7.

Nr.	Abstammung	Resultat			Zahl der		
		♀	♂	♂♀ +	Samen	Keimlinge	blühenden Pflanzen
18,9	♀ 17,571 × ♂ 17,571	34	32	10	ca. 200	108	76
18,11	♀ 16,113 × ♂ 16,121	25	23	10	80	66	58
Summe		59	55	20	280	174	134

7 von den 20 Zwittern, 4 aus Versuch 18,9, 3 aus Versuch 18,11 hatten guten Ansatz entsprechend ihrer Formel  $F^1f^1MM$ .

Ebenso deutlich ist der Unterschied zwischen den  $F^1fMM$ - und den  $F^1F^1MM$ -Weibchen bei der Bestäubung mit einem  $F^1f^1MM$ -Zwitter.  $F^1FMM \times F^1f^1MM = F^1F^1MM + F^1FMM + F^1f^1MM + Ff^1MM$ . (Tabelle 8.)

Tabelle 8.

Nr.	Abstammung	Resultat			Zahl der		
		♀	♂	♂♀ +	Samen	Keimlinge	blühenden Pflanzen
19,36	♀ 17,5122 × ♂ + 16,434	65	32	21	125	120	118
20,17	♀ 18,1455 × ♂ + 18,872	38	32	8	100	79	78
Summe		103	64	29	225	199	196

Bei einem normalen Weibchen wurden  $\ominus \ominus$  und  $\sigma \sigma$  erhalten (Tabelle 3) bei einem  $F^1F^1MM$ -Weibchen  $\ominus \ominus$  und  $\sigma \sigma$  (Versuch Nr. 5 Seite 268), bei unsern hier geprüften  $F^1FMM$ -Weibchen  $\ominus \ominus$ ,  $\sigma \sigma$  und  $\sigma \sigma$ .

Die Existenz von 3 genotypisch verschiedenen Weibchen scheint uns nach den mitgeteilten Versuchen nachgewiesen zu sein. Natürlich wäre es noch wünschenswert zu zeigen, daß in manchen Kulturen 2 verschiedene Weibchenarten nebeneinander auftreten. So z. B. in Nr. 18,9 (Tabelle 7 und 11)  $F^1FMM$  und  $FFMM$ , in Nr. 18,10 (Tabelle 11)  $F^1F^1MM$  und  $F^1FMM$ -Weibchen. — Wir bedauern sehr, eine entsprechende Versuchsserie noch nicht ausgeführt zu haben. Man müßte zum Nachweis der  $F^1FMM$  neben den  $FFMM$ -Weibchen eine größere Anzahl von Pflanzen mit normalem Pollen bestäuben, zum Nachweis der  $F^1F^1MM$  und der  $FF^1MM$ -Weibchen Pollen eines  $F^1f^1MM$ -Zwitters benutzen. Die Versuchsserie mit den Weibchen 18,10 (Versuch 19,14—19,25, Tabelle 11) ist leider unzumutbar angestellt, da wir damals noch nicht mit unserer Erbformel arbeiteten, und liefert keine eindeutigen Resultate.

### C. Beweise für die Existenz von zwei genotypisch verschiedenen Zwittern.

Die Erörterung über die Existenz von 2 verschiedenen Zwittern kann kurz gefaßt werden, da sie aus den Versuchen, bei denen ihr Pollen benutzt wurde, schon deutlich hervorgeht. Es sei hier noch auf Tabelle 11, Versuch 20,11—20,13, verwiesen. Das gleiche  $F^1F^1MM$ -Weibchen wurde z. T. mit Pollen eines  $F^1f^1MM$ -, z. T. mit Pollen eines  $F^1fMM$ -Zwitters bestäubt. Die große Anzahl von männlichen Nachkommen bei Verwendung des letzteren zeigt deutlich den Unterschied.

Zur Charakterisierung der  $F^1fMM$ -Zwitter wurde gesagt, daß sie im allgemeinen keinen Ansatz haben, daß das Gynäzeum schwach ausgebildet ist, daß die zwittrigen Blüten nur vereinzelt neben rein männlichen auftreten, ja, daß sie phänotypisch oft nicht von Männchen zu unterscheiden sind.

Es muß nun noch erwähnt werden, daß in einzelnen Versuchen, namentlich in Nr. 18,6 und 18,12,  $F^1fMM$ -Zwitter auftraten, die einen sehr stark entwickelten Fruchtknoten besaßen und sehr gut ansetzten. Wir konnten durch Selbstbestäubung Samen ernten und ferner kastrieren und mit normalen Pollen bestäuben. So ließ sich feststellen, daß die Neigung, einen gut entwickelten Fruchtknoten auszubilden, auch auf

ihre Nachkommen übertragen wurde. Es ist daher wohl für die besprochenen Pflanzen, die sich von ihren Geschwistern sowohl phäno- wie genotypisch unterscheiden, ein erneuter Mutationsvorgang anzunehmen. Entweder ist die Potenz des F mehr wie sonst verstärkt. Dann können wir für diese Zwitter die Erbformel  $F^2fMM$  schreiben, wobei  $F^2 > F^1$  wäre. Denkbar wäre aber auch, daß durch den erneuten Mutationsvorgang die erwähnten Pflanzen wieder die Konstitution  $F^1f^1MM$  erlangt hätten. Die Frage muß vorläufig noch offen bleiben. Die folgende Tabelle stellt die Resultate aus der Selbstbestäubung der Zwitter  $F^1fMM$  zusammen.

Tabelle 9.

Zwitter geselbstet.  $F^1fMM \times F^1fMM = F^1F^1MM + 2 F^1fMM$ .

Nr.	Abstammung	Resultat			Zahl der			Bemerkungen
		♀	♂	+	Samen	Keim- linge	blühenden Pflanzen	
18,12	♂ <sup>+</sup> 16,151 × ♂ <sup>+</sup> 16,151	14	4	15	55	41	33	
19,26	♂ <sup>+</sup> 18,6131 × ♂ <sup>+</sup> 18,6131	77	1	19	175	125	97	
19,28	♂ <sup>+</sup> 18,1274 × ♂ <sup>+</sup> 18,1274	7	1	4	50	22	12	
19,41	♂ <sup>+</sup> 18,6131 × ♂ <sup>+</sup> 18,6131	5	—	2	100	14	7*	* Raupenfraß
20,1	♂ <sup>+</sup> 19,2712 × ♂ <sup>+</sup> 19,2712	3	2	1	27	8	6	
20,2	♂ <sup>+</sup> 19,2811 × ♂ <sup>+</sup> 19,2811	24	—	10	150	44	34	
Summe		130	8	51	557	254	189	

Hierzu ist zu bemerken: Der Zwitter 16,151 setzte nur eine einzige Kapsel an und hatte sonst fast nur männliche Blüten. Es ist daher erklärlich, daß unter seiner Nachkommenschaft 4  $F^1fMM$ -Pflanzen als Männchen erschienen. Die anderen Zwitter der Tabelle setzten gut an, näherten sich dem weiblichen Typus. Mag daran nun ein besonders starkes F oder eine neue Mutation des f, wie oben erörtert wurde, Schuld sein, in jedem Fall ist begreiflich, daß in der Nachkommenschaft dieser Zwitter die Männchen fast ganz verschwinden.

Tabelle 10.

Zwitter  $\times$  ♂ normal.  $F^1fMM \times FfMM = F^1FMM + F^1fMM + FfMM$ .

Nr.	Abstammung	Resultat			Zahl der		
		♀	♂	♂ <sup>+</sup>	Samen	Keimlinge	blühenden Pflanzen
19,27	♂ <sup>+</sup> 18,6131 $\times$ ♂ norm. alb.	12	16	9	47	43	37
19,29	♂ <sup>+</sup> 18,1274 $\times$ ♂ norm. rubr.	13	4	1	28	21	18
19,30	♂ <sup>+</sup> 18,1274 $\times$ ♂ norm. alb.	15	2	3	36	23	20
Summe		40	22	13	111	87	75

Es wurde mit den oben besprochenen Zwittern 18,6131 und 18,2174 gearbeitet. Die Resultate entsprechen den Erwartungen. Es fehlt noch der Nachweis, daß die auftretenden Männchen normal sind.

#### D. Besprechung der Tabelle 11.

Wir haben bisher die Versuche, die uns zur Stütze unserer Hypothese geeignet zu sein schienen, in einzelnen Gruppen zusammengestellt und besprochen. Es ist wohl zweckmäßig, am Schluß des experimentellen Teils eine Tabelle (Nr. 11) von allen bisher ausgeführten Versuchen in ihrer zeitlichen Anordnung folgen zu lassen. Sie diene in erster Linie zur Orientierung der Leser über die in den Einzeltabellen aufgeführten Versuche und enthält noch eine Anzahl Experimente, die vorzüglich deswegen bisher nicht erwähnt wurden, weil ihre Resultate, wie aus der Tabelle 11 hervorgeht, nicht absolut eindeutig sind. Die Tabelle, die die Versuchs- und Stammbaumnummern, die Erbformel<sup>1)</sup>, die Versuchs- und postulierten Resultate enthält, erklärt sich eigentlich von selbst. Nur wenige Punkte bedürfen noch einer besonderen Erläuterung.

Nr. 18,10. Da die Pflanze 16,133 fast nur männliche Blüten hatte — außer der einen, von der die Samen geerntet wurden, konnte keine zweite zwittrige vermerkt werden — ist immerhin mit der Möglichkeit zu rechnen, daß sie die Formel  $Ff^1MM$  und nicht  $F^1fMM$  gehabt hat. Es

<sup>1)</sup> Zur Vereinfachung des Druckes sind auf der Tabelle 11 die Faktoren M fortgelassen worden.

Tabelle 11.

Nr.	Abstammung	Erbformel	Resultat			Postuliertes Resultat	Zahl der		
			♀	♂	♂ <sup>1)</sup>		Samen	Keimlinge	blühenden Pflanzen
A	$\begin{matrix} \text{♂} & \times & \text{♂} \\ + & & + \end{matrix}$	$F^1F^1 \times F^1F^1$	7	3	9	$F^1F^1 + 2 F^1f^1$	—	—	—
16,2	$\begin{matrix} \text{♂} & \times & \text{♂} \\ + & A & + A \end{matrix}$	$F^1F^1 \times F^1F^1$	2	1	1	$F^1F^1 + 2 F^1f^1$	—	—	—
16,1	$\begin{matrix} \text{♂} \\ + \end{matrix} A \times \begin{matrix} \text{♂} \\ + \end{matrix} \text{norm. alb.}$	$F^1F^1 \times Ff$	3	6	7	$F^1F + F^1f + Ff^1$	—	—	—
16,3	$\begin{matrix} \text{♀} \\ + \end{matrix} A^1 \times \begin{matrix} \text{♂} \\ + \end{matrix} A^1$	$F^1F^1 \times F^1F^1$	25	—	22	$F^1F^1 + F^1f^1$	80	57	47
16,4	$\begin{matrix} \text{♀} \\ + \end{matrix} A^1 \times \begin{matrix} \text{♂} \\ + \end{matrix} A^1$	$F^1F^1 \times F^1F^1$	21	—	13	$F^1F^1 + F^1f^1$	—	—	—
17,4	$\begin{matrix} \text{♀} \\ + \end{matrix} \text{norm. alb.} \times \begin{matrix} \text{♂} \\ + \end{matrix} A^{II}$	$FF \times F^1F^1$	25	18	—	$F^1F + Ff^1$	—	—	—
17,5	$\begin{matrix} \text{♀} \\ + \end{matrix} \text{norm. alb.} \times \begin{matrix} \text{♂} \\ + \end{matrix} A^{III}$	$FF \times F^1F^1$	26	18	—	$F^1F + Ff^1$	—	—	—
17,6	$\begin{matrix} \text{♀} \\ + \end{matrix} A^{II} \times \begin{matrix} \text{♂} \\ + \end{matrix} \text{norm. alb.}$	$F^1F^1 \times Ff$	82	46	—	$F^1F + F^1f$	200	132	128
18,1	$\begin{matrix} \text{♀} \\ + \end{matrix} \text{norm. alb.} \times \begin{matrix} \text{♂} \\ + \end{matrix} 16,2 \ 11$	$FF \times F^1F^1$	37	31	—	$F^1F + Ff^1$	150	69	68
18,2	$\begin{matrix} \text{♀} \\ + \end{matrix} \text{norm. rubr.} \times \begin{matrix} \text{♂} \\ + \end{matrix} 16,2 \ 11$	$FF \times F^1F^1$	6	11	—	$F^1F + Ff^1$	22	22	17
18,3	$\begin{matrix} \text{♀} \\ + \end{matrix} \text{norm. alb.} \times \begin{matrix} \text{♂} \\ + \end{matrix} 16,4 \ 34$	$FF \times F^1F^1$	44	39	—	$F^1F + Ff^1$	150	113	83
18,4	$\begin{matrix} \text{♀} \\ + \end{matrix} \text{norm. rubr.} \times \begin{matrix} \text{♂} \\ + \end{matrix} 16,4 \ 34$	$FF \times F^1F^1$	36	47	—	$F^1F + Ff^1$	95	85	83
18,5	$\begin{matrix} \text{♀} \\ + \end{matrix} 16,3 \ 63 \times \begin{matrix} \text{♂} \\ + \end{matrix} \text{norm. alb.}$	$F^1F^1 \times Ff$	32	41	7	$F^1F + F^1f$	100	84	80
18,6	$\begin{matrix} \text{♀} \\ + \end{matrix} 16,4 \ 33 \times \begin{matrix} \text{♂} \\ + \end{matrix} \text{norm. rubr.}$	$F^1F^1 \times Ff$	118	78	24	$F^1F + F^1f$	250	223	220
18,7	$\begin{matrix} \text{♀} \\ + \end{matrix} 16,4 \ 54 \times \begin{matrix} \text{♂} \\ + \end{matrix} \text{norm. rubr.}$	$F^1F^1 \times Ff$	63	43	5	$F^1F + F^1f$	120	114	111
18,8	$\begin{matrix} \text{♀} \\ + \end{matrix} 16,4 \ 54 \times \begin{matrix} \text{♂} \\ + \end{matrix} 16,4 \ 71$	$F^1F^1 \times F^1F^1$	21	1	17	$F^1F^1 + F^1f^1$	150	54	39
18,9	$\begin{matrix} \text{♀} \\ + \end{matrix} 17,5 \ 71 \times \begin{matrix} \text{♂} \\ + \end{matrix} 17,5 \ 71$	$F^1F \times Ff^1$	34	32	10	$F^1F + FF + F^1f^1 + Ff^1$	150	108	76
18,10	$\begin{matrix} \text{♀} \\ + \end{matrix} 16,1 \ 24 \times \begin{matrix} \text{♂} \\ + \end{matrix} 16,1 \ 33$	a) $F^1F \times F^1f$ b) $F^1F \times Ff^1$	45	32	8	a) $F^1F^1 + F^1F + F^1f + Ff^1$ b) $F^1F + FF + F^1f^1 + Ff^1$	120	118	85
18,11	$\begin{matrix} \text{♀} \\ + \end{matrix} 16,1 \ 13 \times \begin{matrix} \text{♂} \\ + \end{matrix} 16,1 \ 21$	a und b wie bei 18,10	25	23	10	a und b wie bei 18,10	80	66	58
18,12	$\begin{matrix} \text{♂} \\ + \end{matrix} 16,1 \ 51 \times \begin{matrix} \text{♀} \\ + \end{matrix} 16,1 \ 51$	$F^1f \times F^1f$	14	4	15	$F^1F^1 + 2 F^1f$	55	41	33
18,13	$\begin{matrix} \text{♂} \\ + \end{matrix} 16,4 \times \begin{matrix} \text{♀} \\ + \end{matrix} 16,4$	$F^1F^1 \times F^1F^1$	37	2	32	$F^1F^1 + 2 F^1f^1$	408	132	71
18,14	$\begin{matrix} \text{♀} \\ + \end{matrix} \text{rubr. norm.} \times \begin{matrix} \text{♂} \\ + \end{matrix} 16,3 \ 55$	$FF \times F^1F^1$	48	44	—	$FF^1 + Ff^1$	104	98	92
19,1	$\begin{matrix} \text{♀} \\ + \end{matrix} 16,4 \ 11 \times \begin{matrix} \text{♂} \\ + \end{matrix} 16,2 \ 11$	$F^1F^1 \times F^1F^1$	2	2	—	$F^1F^1 + 2 F^1f^1$	12	4	4 <sup>1)</sup>
19,4 <sup>2)</sup>	$\begin{matrix} \text{♀} \\ + \end{matrix} 16,4 \ 42 \times \begin{matrix} \text{♂} \\ + \end{matrix} \text{rubr. norm.}$	$F^1F^1 \times Ff$	20	25	4	$F^1F + F^1f$	—	—	—
19,5 <sup>3)</sup>	$\begin{matrix} \text{♀} \\ + \end{matrix} 16,4 \ 92 \times \begin{matrix} \text{♂} \\ + \end{matrix} \text{rubr. norm.}$	$F^1F^1 \times Ff$	25	23	7	$F^1F + F^1f$	—	—	—
19,6	$\begin{matrix} \text{♀} \\ + \end{matrix} 16,4 \ 10 \times \begin{matrix} \text{♂} \\ + \end{matrix} 16,4 \ 91$	$F^1F^1 \times F^1F^1$	1	1	2	$F^1F^1 + F^1f^1$	100	86	4 <sup>3)</sup>

1) Alle Pflanzen krank und schwächlich.

2) 19,2 u. 19,3 keimten nicht. 19,4 u. 19,5 von G. Hertwig in Frankfurt gezogen.

3) Pflanzen wurden krank und winterten aus.

Tabelle 11 (Fortsetzung).

Nr.	Abstammung	Erb- formel	Resultat			Postuliertes Resultat	Zahl der		
			♀	♂	♂ <sup>+</sup>		Samen	Keimlinge	blühenden Pflanzen
19,8 <sup>1)</sup>	♀ 18,12 12 × ♂ norm. alb.	F <sup>1</sup> F <sup>1</sup> × Ff	1	3	—	F <sup>1</sup> F + F <sup>1</sup> f	—	—	—
19,9 <sup>1)</sup>	♀ 18,12 14 × ♂ norm. 124	F <sup>1</sup> F <sup>1</sup> × Ff	4	6	—	F <sup>1</sup> F + F <sup>1</sup> f	—	—	—
19,10 <sup>1)</sup>	♀ 18,12 41 × ♂ norm. 214	F <sup>1</sup> F <sup>1</sup> × Ff	13	6	—	F <sup>1</sup> F + F <sup>1</sup> f	—	—	—
19,11	♀ 18,12 42 × ♂ norm. 214	F <sup>1</sup> F <sup>1</sup> × Ff	38	32	15	F <sup>1</sup> F + F <sup>1</sup> f	100	99	85
19,12	♀ 18,12 42 × ♂ norm. alb.	F <sup>1</sup> F <sup>1</sup> × Ff	37	14	18	F <sup>1</sup> F + F <sup>1</sup> f	100	75	69
19,13	♀ 18,12 82 × ♂ norm. alb.	F <sup>1</sup> F <sup>1</sup> × Ff	21	17	4	F <sup>1</sup> F + F <sup>1</sup> f	60	44	42
19,14 <sup>2)</sup>	♀ 18,10 12 × ♂ norm. 214	a) 1. F <sup>1</sup> F <sup>1</sup> × Ff 2. F <sup>1</sup> F × Ff	23	—	—	a) 1. F <sup>1</sup> F + F <sup>1</sup> f 2. F <sup>1</sup> F + FF + F <sup>1</sup> f + F <sup>1</sup> f	—	—	—
		b) 1. F <sup>1</sup> F × Ff 2. FF × Ff				b) 1. F <sup>1</sup> F + FF + F <sup>1</sup> f + Ff 2. FF + Ff			
19,15	♀ 18,10 41 × ♂ norm. 214	wie bei 19,14	9	6	3	wie oben	—	—	—
19,16	♀ 18,10 44 × ♂ norm. 214	" " 19,14	26	13	—	" "	—	—	—
19,17	♀ 18,10 53 × ♂ norm. 132	" " 19,14	47	2	—	" "	—	—	—
19,18	♀ 18,10 62 × ♂ norm. alb.	" " 19,14	13	6	—	" "	—	—	—
19,19	♀ 18,10 71 × ♂ norm. 132	" " 19,14	15	2	1	" "	—	—	—
19,20	♀ 18,10 104 × ♂ norm. 214	" " 19,14	50	19	4	" "	200	163	73 <sup>3)</sup>
19,21	♀ 18,10 111 × ♂ norm. 214	" " 19,14	42	20	6	" "	100	89	68 <sup>4)</sup>
19,22	♀ 18,10 191 × ♂ norm. alb.	" " 19,14	34	30	6	" "	100	72	70
19,23	♀ 18,10 192 × ♂ norm. 214	" " 19,14	19	17	—	" "	100	68	36 <sup>3)</sup>
19,24	♀ 18,10 2111 × ♂ norm. 214	" " 19,14	29	21	—	" "	120	109	50 <sup>3)</sup>
19,25	♀ 18,10 215 × ♂ norm. alb.	" " 19,14	44	31	7	" "	120	104	82
19,26	+♂ 18,6 131 × +♀ 18,6 131	F <sup>1</sup> f × F <sup>1</sup> f	77	1	19	F <sup>1</sup> F <sup>1</sup> + 2 F <sup>1</sup> f	175	125	97
19,27	+♂ 18,6 131 × ♂ norm. alb.	F <sup>1</sup> f × Ff	12	16	9	F <sup>1</sup> F + F <sup>1</sup> f + Ff	47	43	37
19,28	+♂ 18,12 74 × +♀ 18,12 74	F <sup>1</sup> f × F <sup>1</sup> f	7	1	4	F <sup>1</sup> F + 2 F <sup>1</sup> f	50	22	12
19,29	+♂ 18,12 74 × ♂ norm. rubr.	F <sup>1</sup> f × F <sup>1</sup> f	13	4	1	F <sup>1</sup> F + 2 F <sup>1</sup> f	28	21	18
19,30	+♂ 18,12 74 × ♂ norm. 214	F <sup>1</sup> f × F <sup>1</sup> f	15	2	4	F <sup>1</sup> F <sup>1</sup> + 2 F <sup>1</sup> f	36	23	20
19,32 <sup>5)</sup>	♀ rubr. norm. × +♂ 18,12 74	FF × F <sup>1</sup> f	13	20	1	FF <sup>1</sup> + Ff	100	38	34

<sup>1)</sup> 19,8—19,10 wurden von G. Hertwig unter ungünstigen Bedingungen in Frankfurt gezogen. Viele Pflanzen gingen ein.

<sup>2)</sup> 19,14 von G. Hertwig unter ungünstigen Bedingungen gezogen.

<sup>3)</sup> Viele Keimlinge erkrankten (siehe S. 285).

<sup>4)</sup> Viele Pflanzen winterten vor der Blüte aus.

<sup>5)</sup> 19,31 Samen nicht gekeimt.

Tabelle 11 (Fortsetzung).

Nr.	Abstammung	Erb- formel	Resultat			Postuliertes Resultat	Zahl der		
			♀	♂ <sup>1)</sup>	♂ <sup>2)</sup>		Samen	Keimlinge	blühenden Pflanzen
19,33	♂ <sup>+</sup> 18,11 113 × ♂ norm. alb.	F <sup>1</sup> F <sup>1</sup> × Ff	11	8	7	F <sup>1</sup> F + F <sup>1</sup> f + Ff	45	26	26
19,36 <sup>1)</sup>	♀ 17,5 122 × ♂ <sup>+</sup> 16,4 34	F <sup>1</sup> F × F <sup>1</sup> f <sup>1</sup>	65	32	21	F <sup>1</sup> F <sup>1</sup> + F <sup>1</sup> f <sup>1</sup> + F <sup>1</sup> f <sup>1</sup> + Ff <sup>1</sup>	125	120	118
19,37	♀ 18,13 f <sup>1</sup> × ♂ <sup>+</sup> 18,13 f <sup>1</sup>	F <sup>1</sup> F <sup>1</sup> × F <sup>1</sup> f <sup>1</sup>	13	—	13	F <sup>1</sup> F <sup>1</sup> + F <sup>1</sup> f <sup>1</sup>	100	49	26
19,38	♂ <sup>+</sup> 18,13 f <sup>8</sup> × ♂ <sup>+</sup> 18,13 f <sup>8</sup>	F <sup>1</sup> f <sup>1</sup> × F <sup>1</sup> f <sup>1</sup>	26	—	22	F <sup>1</sup> F <sup>1</sup> + 2 F <sup>1</sup> f <sup>1</sup>	185	92	48 <sup>2)</sup>
19,39	♂ <sup>+</sup> 18,10 115 × ♂ <sup>+</sup> 18,10 115	a) F <sup>1</sup> f × F <sup>1</sup> f b) F <sup>1</sup> f <sup>1</sup> × F <sup>1</sup> f <sup>1</sup>	8	1	12	a) F <sup>1</sup> F <sup>1</sup> + 2 F <sup>1</sup> f b) F <sup>1</sup> F <sup>1</sup> + 2 F <sup>1</sup> f <sup>1</sup>	100	73	21 <sup>2)</sup>
19,40	♂ <sup>+</sup> 18,8 102 × ♂ <sup>+</sup> 18,8 102	F <sup>1</sup> f <sup>1</sup> × F <sup>1</sup> f <sup>1</sup>	16	—	21	F <sup>1</sup> F <sup>1</sup> + 2 F <sup>1</sup> f <sup>1</sup>	70	47	37 <sup>3)</sup>
19,41	♂ <sup>+</sup> 18,6 131 × ♂ <sup>+</sup> 18,6 131	F <sup>1</sup> f × F <sup>1</sup> f	5	—	2	F <sup>1</sup> F <sup>1</sup> + 2 F <sup>1</sup> f	100	14	7
19,42	♀ 18,13 f <sup>9</sup> × ♂ norm. 214	F <sup>1</sup> F <sup>1</sup> × Ff	14	11	9	F <sup>1</sup> F + F <sup>1</sup> f	100	40	34
19,43	♀ 18,6 51 × ♂ norm. 214	F <sup>1</sup> F × Ff	47	—	—	F <sup>1</sup> F + F <sup>1</sup> f	100	73	47
20,1	♂ <sup>+</sup> 19,27 12 × ♂ <sup>+</sup> 19,27 12	F <sup>1</sup> f × F <sup>1</sup> f	3	2	1	F <sup>1</sup> F <sup>1</sup> + 2 F <sup>1</sup> f	27	8	6
20,2	♂ <sup>+</sup> 19,28 11 × ♂ <sup>+</sup> 19,28 11	F <sup>1</sup> f × F <sup>1</sup> f	24	—	10	F <sup>1</sup> F <sup>1</sup> + 2 F <sup>1</sup> f	130	44	34
20,4 <sup>2)</sup>	♂ <sup>+</sup> 18,8 61 × ♂ <sup>+</sup> 18,8 61	F <sup>1</sup> f <sup>1</sup> × F <sup>1</sup> f <sup>1</sup>	18	1	13	F <sup>1</sup> F <sup>1</sup> + 2 F <sup>1</sup> f <sup>1</sup>	50	47	32
20,5	♂ <sup>+</sup> 18,8 × ♂ <sup>+</sup> 18,8	F <sup>1</sup> f <sup>1</sup> × F <sup>1</sup> f <sup>1</sup>	23	1	15	F <sup>1</sup> F <sup>1</sup> + 2 F <sup>1</sup> f <sup>1</sup>	200	72	39
20,6	♂ <sup>+</sup> 18,13 12 × ♂ <sup>+</sup> 18,13 12	F <sup>1</sup> f <sup>1</sup> × F <sup>1</sup> f <sup>1</sup>	18	—	16	F <sup>1</sup> F <sup>1</sup> + 2 F <sup>1</sup> f <sup>1</sup>	200	62	34
20,7	♂ <sup>+</sup> 18,13 34 × ♂ <sup>+</sup> 18,13 34	F <sup>1</sup> f <sup>1</sup> × F <sup>1</sup> f <sup>1</sup>	3	—	5	F <sup>1</sup> F <sup>1</sup> + 2 F <sup>1</sup> f <sup>1</sup>	170	32	8
20,8	♂ <sup>+</sup> 18,13 41 × ♂ <sup>+</sup> 18,13 41	F <sup>1</sup> f <sup>1</sup> × F <sup>1</sup> f <sup>1</sup>	12	—	11	F <sup>1</sup> F <sup>1</sup> + 2 F <sup>1</sup> f <sup>1</sup>	116	61	33
20,9	♂ <sup>+</sup> 18,13 b × ♂ <sup>+</sup> 18,13 b	F <sup>1</sup> f <sup>1</sup> × F <sup>1</sup> f <sup>1</sup>	5	1	1	F <sup>1</sup> F <sup>1</sup> + 2 F <sup>1</sup> f <sup>1</sup>	200	40	7
20,10	♂ <sup>+</sup> 18,13 f <sup>7</sup> × ♂ <sup>+</sup> 18,13 f <sup>7</sup>	F <sup>1</sup> f <sup>1</sup> × F <sup>1</sup> f <sup>1</sup>	20	—	12	F <sup>1</sup> F <sup>1</sup> + 2 F <sup>1</sup> f <sup>1</sup>	92	50	32
20,11	♀ 18,13 f <sup>9</sup> × ♂ <sup>+</sup> 18,13 f <sup>9</sup>	F <sup>1</sup> F <sup>1</sup> × F <sup>1</sup> f <sup>1</sup>	20	1	6	F <sup>1</sup> F <sup>1</sup> + F <sup>1</sup> f <sup>1</sup>	100	65	27
20,12	♀ 18,13 f <sup>9</sup> × ♂ <sup>+</sup> 18,7 35	F <sup>1</sup> F <sup>1</sup> × F <sup>1</sup> f	40	21	7	F <sup>1</sup> F <sup>1</sup> + F <sup>1</sup> f	100	87	68
20,13	♀ 18,13 f <sup>9</sup> × ♂ <sup>+</sup> 18,7	F <sup>1</sup> F <sup>1</sup> × F <sup>1</sup> f	29	19	14	F <sup>1</sup> F <sup>1</sup> + F <sup>1</sup> f	100	80	62

<sup>1)</sup> 19,35 normale *Melandrium rubrum*-Kultur. 19,34 Samen nicht gekeimt.<sup>2)</sup> Raupen vernichteten viele Keimpflanzen.<sup>3)</sup> 20,3, Es keimten nur 7 Pflanzen, die alle vor der Blüte eingingen.

Tabelle 11 (Fortsetzung).

Nr.	Abstammung	Erb- formel	Resultat			Postuliertes Resultat	Zahl der		
			♀	♂	♂ +		Samen	Keimlinge	blühenden Pflanzen
20,14	♀ 18,13f <sup>9</sup> × ♂ + 19,28 <sup>15</sup>	F <sup>1</sup> F <sup>1</sup> × F <sup>1</sup> f	11	—	4	F <sup>1</sup> F <sup>1</sup> + F <sup>1</sup> f	150	15	15
20,15	♀ norm. rubr. × ♂ + 18,13f	FF × F <sup>1</sup> F <sup>1</sup>	41	38	3	F <sup>1</sup> F + Ff	100	92	82
20,16	♀ norm. rubr. × ♂ + 19,28 <sup>15</sup>	FF × F <sup>1</sup> f	60	29	1	F <sup>1</sup> F + Ff	100	90	90
20,17	♀ 18,14 <sup>55</sup> × ♂ + 18,8 <sup>72</sup>	F <sup>1</sup> F × F <sup>1</sup> F <sup>1</sup>	38	32	8	F <sup>1</sup> F <sup>1</sup> + F <sup>1</sup> F + F <sup>1</sup> f + Ff	100	79	78
20,18	♀ 18,14 <sup>11</sup> × ♂ + 19,28 <sup>11</sup>	F <sup>1</sup> F × F <sup>1</sup> f	47	2	18	F <sup>1</sup> F <sup>1</sup> + F <sup>1</sup> F + F <sup>1</sup> f + Ff	100	93	87
20,19	♀ 18,14 <sup>11</sup> × ♂ norm. 214	F <sup>1</sup> F × Ff	51	14	11	F <sup>1</sup> F + FF + F <sup>1</sup> f + Ff	92	83	77
20,20	♀ 19,28 <sup>12</sup> × ♂ + 19,28 <sup>35</sup>	F <sup>1</sup> F <sup>1</sup> × F <sup>1</sup> f	12	—	8	F <sup>1</sup> F <sup>1</sup> + F <sup>1</sup> f	91	39	20

sind beide Möglichkeiten in der Tabelle berücksichtigt. Welche die richtige ist, ist bedeutsam für die Versuche 19,14—19,29, — 19,16—19,18, 19,23—19,24 scheinen für die Annahme b) zu sprechen, doch sind sie nicht beweisend, da gerade in diesen Versuchen sehr viele Pflanzen eingingen; bei 19,16—19,18, weil sie G. Hertwig in Frankfurt a. M. unter ungünstigen Bedingungen zog; bei 19,23—19,24, weil unter den Keimpflanzen eine Erkrankung auftrat, die später noch zu besprechen sein wird. — Aus dem gleichen Grunde sind auch bei 19,39 zwei Formeln denkbar.

Nr. 19,32. Hier wären nur ♀♀ und ♂♂<sub>+</sub> zu erwarten. Das Auftreten des einen, übrigens sehr schwach weiblichen ♂<sub>+</sub> wäre als neue Mutation zu erklären, wenn man nicht, wie auf S. 279 erwogen, für den ♂<sub>+</sub> 18,12 und seine Nachkommen die Erbformel F<sup>1</sup>f<sup>1</sup>MM, anstatt F<sup>1</sup>fMM anzunehmen hat. Das gleiche gilt für Nr. 20,16.

Auffallend ist in manchen Kulturen das starke Überwiegen der Weibchen, die bisweilen allein vorhanden sind (19,14; 19,17; 19,26; 19,43; 20,11). Die Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses hat wahrscheinlich nichts mit dem uns hier beschäftigenden Problem der Geschlechtsbestimmung zu tun. Versuche sind im Gange, um auch diese Frage zu klären. Soviel sich jetzt übersehen läßt, ist der Pollen die Ursache. Darauf weisen noch nicht abgeschlossene Versuche aus dem Jahre 1921 hin. (Tabelle 12.)



Tabelle 12.

Nr.	Abstammung	Resultat		
		♀	♂	+ ♀
21,4	♀ 19,2613 × + ♀ 20,1891	53	—	1
21,5	+ ♀ 19,2613 × + ♀ 20,1175	18	—	19
21,9	♀ 19,2651 × + ♂ 20,1891	49	—	—
21,10 <sup>1)</sup>	+ ♀ 19,2651 × + ♀ 20,1313	9	3	1

Die Weibchen 19,26 wurden zur Prüfung gewählt, weil sie aus einer Zucht mit stark überwiegender Weibchenzahl stammten. Es zeigt sich aber, daß sie mit der Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses nichts zu tun haben, daß vielmehr der Pollen des ♀ 20,1891 die Ursache ist (vergl. 21,4 mit 21,5 und 21,9 mit 21,10). — Der Pollen von + 20,1891 war mikroskopisch untersucht worden und wies neben normalen viele nicht keimfähige Körner auf. Die Antheren von ♂ 20,1175 enthielt fast nur normale Körner. Der Versuch lehrt vor allen Dingen, daß der verwendete Pollen untersucht werden muß. Einiges Beobachtungsmaterial, das aber zur Veröffentlichung noch zu unvollständig ist, liegt bereits vor. — Shull (1914), der ebenfalls bei Bestäubung eines normalen Weibchens mit einem Zwitter eine rein weibliche Nachkommenschaft erhielt, zieht aus diesem Ergebnis Schlüsse auf die genetische Konstitution des Zwitters, die unserer Ansicht nach nicht genügend begründet sind. Es fehlt jedenfalls die Angabe, ob sämtliche Pollenkörner des Shullschen Zwitters normal ausgebildet waren.

## V. Beschreibung von einigen Mißbildungen und anderen Mutationen.

Im Laufe der Jahre wurden bei den Versuchspflanzen einige Mißbildungen beobachtet. Am merkwürdigsten war das Fehlen des Gipfeltriebs bei einer größeren Zahl von Keimpflanzen in den Versuchen 19,20; 19,23; 19,24 und 19,30 (Tabellen 11 und 13). Die Samen keimten zuerst normal, es entwickelten sich kleine Keimpflanzen, von denen eine Anzahl besonders dicke Kotyledonen, aber keine weitere Blätter ausbildeten. Sie blieben ziemlich lange Zeit am Leben, wuchsen aber nicht weiter und starben schließlich ab. Versuche, sie durch Wundreiz zur Bildung eines Adventivtriebes zu bringen, schlugen leider fehl. Für

<sup>1)</sup> Versuch noch nicht abgeschlossen.

die Mißbildung verantwortlich zu machen ist anscheinend ein von Prof. Correns mir zur Verfügung gestelltes ♂, das die Bezeichnung Nr. 214 trug.

Tabelle 13.

Nr.	Abstammung	Samen- zahl	Zahl der Keimlinge	Gesund	Krank	% der kranken Keimlinge
19,20	♀ 18,10104 × ♂ 214	100	81	36	45	47,2
19,20 a		50	35	18	17	
19,20 b		50	47	22	25	
19,23	♀ 18,10192 × ♂ 214	cc. 100	68	40	28	41,1
19,24	♀ 18,102111 × ♂ 214	cc. 100	109	51	58	53,2
19,30	+ ♂ 18,1274 × ♂ 214	36	23	22	1	4,8

Die kleine Zusammenstellung zeigt, daß bis auf **19,30** nahezu 50% der Keimlinge erkrankten. Es ist wohl anzunehmen, daß die Hälfte der Pollenkörner einiger, aber durchaus nicht aller Blüten des ♂ 214, wie die Versuche **19,10**; **19,11**; **19,14** (Tabelle 11) lehren, die Anlage für die Erkrankung übertrugen.

Eine andere bemerkenswerte Mißbildung trat in der Kultur **19,39** auf. 3 von den 13 ♀♀ hatten nur verkümmerte, fast fehlende Blütenblätter. Wir versuchen nachzuprüfen, ob es sich hier um eine erbliche und wie Correns, der dieselbe Mißbildung fand, meint, geschlechtsbegrenzte Mutation handelt. Leider setzten zwei Weibchen überhaupt nicht an, da sie verkümmerte Samenanlagen besaßen, das dritte nur wenig und schlechten Samen, der zur Aussaat benutzt wurde. Nur wenige Pflanzen haben bis jetzt geblüht, unter ihnen ein Zwitter ohne Blütenblätter.

In der Kultur 19,27 fand ich 5 Pflanzen, die an Stelle der fertilen Blütentriebe Sprosse hervorbrachten, die in immer kleiner werdenden Blätterwirteln abschlossen. Da die Pflanzen keine Blüte trugen, war ihr Geschlecht nicht zu bestimmen. Sie ließen sich während mehrerer Jahre am Leben erhalten.

Es sei nur noch kurz erwähnt, daß auch mitunter Weißbuntheit auftrat, die das unerwünschte Eingehen einer Anzahl von Keimlingen zur Folge hatte.

Mißbildungen der Antheren und der Gynäceen wurde oft beobachtet, sowohl bei Zwittern, wie bei ♂♂ und ♀♀.

Möglich ist, daß die, namentlich durch Selbstbestäubung der Zwitter betriebene Inzucht, die Ursache für die zahlreichen Anomalien ist.

## VI. Vergleich mit den Ergebnissen von G. H. Shull.

Versuche mit zwittrigen Melandrien hat vor uns schon G. H. Shull ausgeführt. Sie sollen jetzt mit unsern Resultaten verglichen werden.

### Versuchsreihe I. Zwitter $\times$ Zwitter.

Resultat	♀	♂	♂ +
Hertwig . . . . .	187	—	168
Shull (genet. Zwitter) .	290	3	221

### Versuchsreihe II. Zwitter $\times$ Männchen.

Resultat	♀	♂	♂ +
Hertwig . . . . .	14	14	14
Shull (genet. Zwitter) .	29	12	2

### Versuchsreihe III. Norm. Weibchen $\times$ Zwitter.

Resultat	♀	♂	♂ +
Hertwig . . . . .	263	236	3
Shull (genet. Zwitter) .	2612	8	1749
Shull (som. Zwitter) . .	184	183	—

### Versuchsreihe IV. Schwester eines Zwitter $\times$ Männchen normal.

Resultat	♀	♂	♂ +
Hertwig . . . . .	450	330	93
Shull (genet. Zwitter) .	471	305	4

### Versuchsreihe V. Schwester eines Zwitter $\times$ Zwitter.

Resultat	♀	♂	♂ +
Hertwig . . . . .	103	—	78
Shull (genet. Zwitter) .	429	—	155

Die Abweichung von unsern Resultaten in der Versuchsreihe 3 und 4 ist deutlich. Die Shull'schen „genetischen“ Zwitter verhalten sich so, als ob sie die Erbformel  $Ff^2MM$  hätten, wobei  $f^2$  eine stärkere Valenzänderung als unser  $f^1$  bezeichnen soll. Das ist auch die Formel, die Shull selbst ihnen zuspricht, wenn er auch eine etwas abweichende Schreibweise gebraucht. Es müßte also bei den Shull'schen Versuchspflanzen eine so starke Valenzänderung des  $f$  eingetreten sein, daß die  $Ff^2MM$ -Pflanzen zu fertilen Zwittern wurden. Es ist sehr bedauerlich, daß Shull keine Abbildungen und genauere Beschreibung von seinen Zwittern gegeben hat. Genau wie uns ist Shull das Kastrieren der Zwitter und nachfolgende Bestäubung mit normalen Pollen nur  $2 \times$  gelungen. Neben 29 ♀ und 12 ♂♂ entstanden 2 ♂<sub>+</sub>♂<sub>+</sub>. Es ist das ein Zahlenverhältnis, das, wieder wie bei unsern Versuchen (siehe Erörterung über diesen Punkt S. 273), durchaus nicht mit dem theoretischen übereinstimmt. Das Vorhandensein der 2 ♂<sub>+</sub>♂<sub>+</sub> zeigt aber auch wieder, daß Eizellen, die das Gen  $f^2$  besitzen, gebildet werden müssen.

In der Rubrik „Versuchsreihe III“ sind Shulls Versuche mit den sogenannten „somatischen“ Zwittern angeführt. — Shull fand neben den eben besprochenen, 2 weitere Zwitter von dem gleichen Phänotypus, jedoch nicht fähig, Samen anzusetzen. Er bestäubte mit ihrem Pollen normale Weibchen und erhielt, im Gegensatz zu seinen andern Versuchen eine Nachkommenschaft von nur ♀♀ und ♂♂. Shull glaubt nun, daß diese Zwitter nicht genetisch, sondern nur somatisch verändert seien und die Eigenschaft „zwittrig“ überhaupt nicht auf ihre Nachkommen übertragen könnten. Da keine weiteren Versuche von Shull mit den „somatischen“ Zwittern vorliegen, so ist seine Schlußfolgerung nicht genügend begründet, denn seine Pflanzen können sehr wohl die Erbformel  $F^2fMM$  gehabt haben oder die gleiche wie unsere Hermaphroditen. —

Die Shull'schen wie unsere Beobachtungen machen es sehr wahrscheinlich, daß durch Mutation die Männchen in Zwitter verwandelt werden können, indem entweder die Valenz des  $F$  oder des  $f$ , oder sowohl von  $F$  als von  $f$  im Sinne einer Verstärkung sich ändert.

## VII. Die Möglichkeit einer experimentellen Reproduktion der Zwittermutationen.

Correns berichtet, daß es ihm geglückt ist, experimentell Zwitterbildung bei *Melandrium* hervorzurufen. Er untersuchte den Ein-

fluß des Alters auf die Pollenkörner und fand unter 1422 Pflanzen, die durch Bestäubung von Weibchen mit gealtertem Pollen gewonnen waren, 28 Zwitter, also 1,97% gegenüber 0,043% Zwitter, die bei den Nachkommen der gleichen Eltern unter Verwendung von frischen Pollen beobachtet wurden. Correns zieht aus diesen Versuchen den Schluß, daß der gealterte Pollen die Entstehung von Zwitter außerordentlich begünstigt, „was auf einer Valenzänderung der Tendenz der männchenbestimmenden Pollenkörner beruhen dürfte.“

An den experimentell gewonnenen Zwittern werden nun weitere Versuche, die nach mündlicher Mitteilung von Correns bereits im Gange sind, zu zeigen haben, ob diese Zwitterigkeit erblich ist, und wenn es der Fall ist, ob sie sich, wie wir auf Grund unserer Hypothese annehmen müssen, nach Art der Shull'schen Pflanzen vererbt. Durch das Überaltern muß bei einigen Pollenkörnern entweder nur der f-Faktor, oder aber sowohl F und f mutiert sein. Träfe die letztere Annahme zu, so müßten die von Correns beobachteten Hermaphroditen die Erbformel  $Ff^*MM$  und einige ihrer Schwestern die Formel  $F^*FMM$  haben. Letztere wären nachweisbar durch ihre teilweise zwittrige Nachkommenschaft bei Bestäubung mit normalen Pollen. Durch Bestäubung dieser Weibchen mit den von Correns beobachteten Bruderzwittern wäre dann auch der Hermaphrodit  $F^*f^*MM$  experimentell reproduzierbar, den wir als die Ausgangsform unserer Versuche betrachten.

Aber wenn auch der experimentelle Beweis für die Richtigkeit dieser Annahme noch aussteht, so glauben wir doch schon jetzt sagen zu können, daß die im Anschluß an Goldschmidt und G. Hertwig entwickelte einheitliche Deutung des getrenntgeschlechtlichen Zustandes und des primären und sekundären Zwittertums einen entschiedenen Fortschritt bedeutet gegenüber älteren Anschauungen, wie sie auch jetzt noch namentlich von Botanikern vertreten werden. Das soll hier noch kurz gezeigt werden.

## VIII. Die Hypothese der quantitativen Grundlagen der Geschlechtsvererbung.

Als erster ist Goldschmidt (1914, 1920) durch seine bekannten Versuche über die Intersexualität bei *Lymantria* zu der Hypothese von quantitativen Valenzunterschieden im Verhältnis der Geschlechtsfaktoren zueinander geführt worden. Er deutet die verschiedenen Ab-

stufungen der Intersexualität bei seinen Schmetterlingen als das Reaktions-Produkt multipel allelomorpher geschlechtsbestimmender Faktoren, die in quantitativer Hinsicht verschieden wirksam sind. Neuerdings hat sich Witschi (1921) die Goldschmidtsche Formulierung zu eigen gemacht, indem er zur Erklärung der in Bezug auf ihre Geschlechtsdifferenzierung verschiedenen Lokalrassen von *Rana temporaria* eine fortschreitend quantitative Variation des F-Faktors bei den Männchen der einzelnen Lokalrassen annimmt. G. Hertwig (1920 und 1921) hat die Goldschmidtsche Hypothese dann zur Erklärung des primären Zwittertums bei den Pflanzen angewandt, indem er die Annahme macht, daß bei diesem Zustand sich die Gene F und M das Gleichgewicht halten. Durch die Annahme einer quantitativen Variation der geschlechtsdifferenzierende Erbfaktoren konnte G. Hertwig den getrenntgeschlechtlichen Zustand aus dem gemischtgeschlechtlichen ableiten, sowohl für weibliche als auch für männliche Digametrie. Schließlich haben wir dann in unserer vorliegenden Arbeit die bei unsern Melandrien auftretende sekundäre Zwitterigkeit in ihren verschiedenen Graden bis zur Andromonözie und Andrözie mit Hilfe quantitativ verschiedener Erscheinungsformen eines einzigen Genes, des Geschlechtsfaktors F (als  $F^1 > F > f^1 > f$ ) gedeutet.

Ganz anders lautet demgegenüber die Interpretation, die z. B. Correns und Baur für die Erscheinungen der Zwitterigkeit und Getrenntgeschlechtlichkeit bei höheren Pflanzen geben. Sie führen, um die Kreuzungsergebnisse diözischer mit monözischen Pflanzen zu erklären, z. B. ein besonderes Gen für Zwitterigkeit, resp. ein Gen für Monözie ein. Wir werden nun sehen, daß unsere Formulierung demgegenüber entschieden den Vorzug verdient und wollen zunächst einmal die Baur-Correns'sche Formulierung auf unsere sekundäre Melandrienzwitter anwenden.

Wir hätten anzunehmen einmal die Gene F und M, die die Fähigkeit zur Produktion von Frucht- und Staubblättern bedeuten, ferner ein Gen Z, die Fähigkeit hermaphrodite Blüten hervorzubringen. Dem Gen Z ist ein Gen z allelomorph, das einen Faktor für Diözie darstellt. Die Formel für das normale diözische Melandrium lautet: ♀ FFMMzz, ♂ = FfMMzz, für unseren Hermaphroditen (Ausgangsform) ♂<sub>+</sub> = FfMMZ<sub>1</sub>Z<sub>2</sub>. Denn es genügt nicht, um unsere Versuche zu erklären, nur einen Faktor Z anzunehmen, wir brauchen vielmehr, um z. B. den genetischen Unterschied zwischen den Hermaphroditen und männlichen Nachkommen aus dem zweiten Grundversuch (S. 261),

(Bestäubung des kastrierten Zwitter mit normalen Pollen) zu deuten, zwei Faktoren  $Z$ , die in ihrer Stärke verschieden sind. Weiter ergibt sich aber aus dem Ausfall unserer Versuche, daß der Faktor  $Z_1$  stets mit  $F$ , der Faktor  $Z_2$  stets mit  $f$  gekoppelt vererbt werden muß. Schon diese absolute Koppelung zwischen zwei Genen macht es in hohem Grade wahrscheinlich, daß es sich in Wahrheit gar nicht um zwei verschiedene, sondern um einen einzigen Erbfaktor handelt. Ganz unwahrscheinlich wird aber die Annahme zweier getrennter Erbfaktoren  $F$  und  $Z$  durch folgende Überlegung.

Die Pflanze, der wir die Erbformel  $FfMMZ_1z$  geben müßten, ist, wie unsere Versuche gezeigt haben, zwittrig. Also ist  $Z_1$  dominant über  $z$ . Nun gibt es aber reine Weibchen von der Formel  $FFMMZ_1Z_1$  (nach unserer Formel  $F^1F^1MM$ ). Obgleich der Faktor für Zwitterigkeit hier doppelt vorhanden ist, werden diese Weibchen dadurch nicht zu Zwittern. Das sind Widersprüche, die nur durch komplizierte Hilfsannahmen zu lösen wären, für die aber gar kein Bedürfnis besteht, da unsere Formulierung die ganzen Versuchsergebnisse in befriedigender und einfacher Weise deutet.

Aber auch bei der Erklärung der Kreuzungsergebnisse zwischen Diözisten und primären Monözisten bez. Hermaphroditen scheint uns unsere Formulierung gegenüber derjenigen von Baur und Correns Vorzüge zu haben. Vermögen wir doch eine Besonderheit der berühmten *Bryonia-experimente* von Correns ohne Schwierigkeit zu deuten, die bisher als nicht weiter erklärbar meist nur ganz kurz bei der Schilderung der Versuche in den verschiedenen Vererbungslehrbüchern erwähnt wurde. Bei der Kreuzung *Bryonia alba* ♂ mit *Bryonia dioica* ♂ entsteht eine Nachkommenschaft, die zur Hälfte aus reinen Männchen, zur andern Hälfte aus Weibchen besteht. Die reziproke Kreuzung *Bryonia dioica* ♀ × *Bryonia alba* ♂ liefert nur weibliche Pflanzen. Aber in beiden Kreuzungen sind die als weiblich bezeichneten Pflanzen eigentlich gar keine reinen Diözisten; liefern sie doch stets einige, wenn auch nicht taugliche männlichen Blütenstände, bevor sie dann weiterhin ausschließlich weibliche Blüten hervorbringen. Es ist also, wie Correns auch ausdrücklich hervorhebt, bei ihnen „die Einhäusigkeit der *Bryonia alba* wenigstens angedeutet.“ Während nun alle bisherigen Erklärungsversuche diese schwache Monözie der Bastard-Weibchen unerklärt lassen, folgt sie mit Notwendigkeit, wenn wir unsere Formulierung anwenden.

Ausgehend von der Ansicht G. Hertwigs, daß das primäre Zwittertum in einem Gleichgewichtszustand der geschlechtsdifferenzierenden

Gene F und M begründet ist, geben wir der zwittrigen *Bryonia alba* die Formel  $\mathfrak{F}\mathfrak{F}\mathfrak{M}\mathfrak{M}$ , wobei die Valenz  $\mathfrak{F}\mathfrak{F}$  gleich derjenigen von  $\mathfrak{M}\mathfrak{M}$  sein muß. *Bryonia dioica* hat genau wie unser diözisches *Melandrium* die Formel  $\text{♀} = \text{FFMM}$ , und zwar ist  $\text{FF} > \text{MM}$ ,  $\text{♂} = \text{FfMM}$ , wobei  $\text{Ff} < \text{MM}$  ist. Die Kreuzungen ergeben folgendes:

1. *Bryonia alba*  $\text{♂} \times \text{dioica } \text{♂} = \mathfrak{F}\mathfrak{F}\mathfrak{M}\mathfrak{M} \times \text{FfMM} = \mathfrak{F}\mathfrak{F}\mathfrak{M}\mathfrak{M} + \mathfrak{F}\mathfrak{f}\mathfrak{M}\mathfrak{M}$
2. *Bryonia dioica*  $\text{♀} \times \text{alba } \text{♂} = \text{FFMM} \times \mathfrak{F}\mathfrak{F}\mathfrak{M}\mathfrak{M} = \text{F}\mathfrak{F}\mathfrak{M}\mathfrak{M}$

Im ersten Versuch entstehen Bastard-Männchen mit der Formel  $\mathfrak{F}\mathfrak{f}\mathfrak{M}\mathfrak{M}$ . Da das Verhältnis von  $\mathfrak{F}\mathfrak{f} : \mathfrak{M}\mathfrak{M}$  verglichen mit dem von  $\text{Ff} : \text{MM}$  der reinen *Br. dioica*-Männchen bei den Bastarden noch mehr zu Ungunsten der F-Faktoren verschoben ist, so sind die Bastardmännchen natürlich rein diözisch. Anders dagegen die in beiden Versuchen gebildeten Pflanzen von der Formel  $\mathfrak{F}\mathfrak{F}\mathfrak{M}\mathfrak{M}$ .  $\mathfrak{F}\mathfrak{F} : \mathfrak{M}\mathfrak{M}$  steht in seinem Valenzverhältnis genau in der Mitte zwischen  $\text{FF} : \text{MM} = \text{diözisch}$  und  $\mathfrak{F}\mathfrak{F} : \mathfrak{M}\mathfrak{M} = \text{monözisch}$ ; es kann uns daher nicht überraschen, wenn die Bastardpflanzen Weibchen sind, bei denen „die Einhäusigkeit der *Bryonia alba* noch angedeutet ist“ (Correns).

Genau so liegen die Verhältnisse bei der Kreuzung von *Melandrium*  $\text{♀}$  mit Pollen der zwittrigen *Silene viscosa*. Correns erhielt aus diesem Versuch als  $\text{F}^1$  Generation nur sterile Weibchen mit einer mehr oder weniger starken Ausbildung von Staubgefäßrudimenten. *Melandrium album*  $\text{♀}$  schreiben wir wieder  $\text{FFMM}$ , wobei  $\text{FF} > \text{MM}$ , der zwittrigen *Silene viscosa* geben wir die Formel  $\mathfrak{F}\mathfrak{F}\mathfrak{M}\mathfrak{M}$ , wobei  $\mathfrak{F}\mathfrak{F} = \mathfrak{M}\mathfrak{M}$  ist. Die Formel für den Bastard lautet  $\text{F}\mathfrak{F}\mathfrak{M}\mathfrak{M}$ . Wieder steht das Verhältnis von  $\text{F}\mathfrak{F}\mathfrak{M}\mathfrak{M}$  beim Bastard der Valenz nach in der Mitte zwischen  $\text{FF} : \text{MM}$  des rein weiblichen *Melandrium album* und  $\mathfrak{F}\mathfrak{F}\mathfrak{M}\mathfrak{M}$  der zwittrigen *Silene*. Dementsprechend produziert die Bastardpflanze weibliche Blüten mit einer Neigung zur Zwitterigkeit.

Wie die entgültige Entscheidung über die hier entwickelte Annahme ausfällt, müssen noch weitere Experimente zeigen. Auf Möglichkeiten der Nachprüfung haben wir schon hingewiesen, und hoffen in den nächsten Jahren die Versuche ausführen zu können. Auch Arbeiten mit anderem Material wären sehr erwünscht. Auf ein brauchbares zoologisches Objekt weist z. B. Krüger in seinen Cirripedenuntersuchungen hin. — Da es sich um eine Grundfrage der Biologie, um die Deutung der primären und sekundären Gemischt- und Getrenntgeschlechtlichkeit handelt, scheint uns die Aufstellung einer bestimmten, und sei es vorläufig auch nur einer Arbeitshypothese, berechtigt zu sein.



## IX. Zusammenfassung der Versuchsergebnisse.

1. Die von uns gefundenen sekundären *Melandrium*-Zwitter sind mutierte Männchen, also heterozygot in bezug auf die Geschlechtstypen.

2. Die Zwitter unterscheiden sich von normalen Männchen durch eine Valenzänderung der Typen  $F$  und  $f$  in dem Sinne, daß das Verhältnis von  $Ff$  :  $MM$  zugunsten von  $Ff$  verschoben wird.

3. Die Erbformeln sind demnach für:

normale Weibchen =  $FFMM$ , wobei  $FF > MM$

normale Männchen =  $FfMM$ , wobei  $Ff < MM$

Zwitter =  $Ff^1MM$ , wobei  $Ff^1 \geq MM$ .

4. Bei Selbstbestäubung eines Zwitter und bei Bestäubung von normalen Weibchen mit Pollen eines Zwitter, entstehen Weibchen und Männchen, die von den normalen genetisch verschieden sind. Es sind dies Weibchen mit der Erbformel  $F^1F^1MM$  und  $F^1FMM$  und Männchen mit der Erbformel  $Ff^1MM$ . Ferner gibt es noch Zwitter von der Formel  $F^1fMM$ , die bei Bestäubung von kastrierten Zwittern mit normalem Pollen gebildet werden. — Es konnte für alle Formen die Existenz nachgewiesen oder doch wenigstens wahrscheinlich gemacht werden.

## Zitierte Literatur.

- Baur, Erwin, 1919, Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. 3. und 4. Auflage. Berlin, Borntraeger.
- 1912, Ein Fall von geschlechtsbegrenzter Vererbung von *Melandrium album*. Zeitschr. für ind. Abst.- und Vererbgs. Bd. 8.
- Correns, C., 1907, Bestimmung und Vererbung des Geschlechts. Leipzig, Borntraeger.
- 1917, Ein Fall experimenteller Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses. Sitzungsber. Kgl. Pr. Akad. d. Wissenschaften. Bd. 51.
- 1918, Fortsetzung der Versuche zur experimentellen Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses. Ebenda.
- 1916, Untersuchungen über Geschlechtsbestimmung bei Distelarten. Ebenda.
- 1921, Versuche bei Pflanzen, das Geschlechtsverhältnis zu verschieben. Hereditas. Bd. II.
- Correns, C. und Goldschmidt, R., 1913, Die Vererbung und Bestimmung des Geschlechts. Berlin, Borntraeger.
- Goldschmidt, R., 1920, Untersuchungen über Intersexualität. Zeitschr. für ind. Abst.- und Vererbgs. Bd. 23.
- 1920, Die quantitative Grundlage von Vererbung und Artbildung. Vorträge und Aufsätze über Entwicklungsmechanik der Organismen. Herausgegeben von W. Roux. Heft 24.
- Hertwig, G., 1921, Das Sexualitätsproblem. Biol. Centralbl. Bd. 41.
- Hertwig, O. und G., 1920, Allgemeine Biologie. V. Auflage. Jena, Fischer.

- Krüger, P., 1921, Studien an Cirripeden. Zeitschr. für ind. Abst.- und Vererbgs. Bd. 24.
- Renner, O., 1921, Heterogamie im weiblichen Geschlecht und Embryosackentwicklung bei den Önotheren. Zeitschr. f. Botanik. Bd. 13.
- Shull, G. H., 1910, Inheritance of Sex in *Lychnis*. Bot. Gazette. 49.
- 1911, Reversible Sex-Mutants in *Lychnis dioica*. Bot. Gazette. 52.
- 1912, Hermaphrodite females in *Lychnis dioica*. Science, N. S. Vol. 36.
- 1914, Sex-limited inheritance in *Lychnis dioica*. Zeitschr. für ind. Abst.- und Vererbgs. Bd. 12.
- Strasburger, E., 1900, Versuche mit diöcischen Pflanzen über Geschlechtsverteilung. Biol. Centralbl. 20.
- Witschi, E., 1921, Chromosomen und Geschlecht bei *Rana temporaria*. Bericht über die erste Jahresversammlung der Deutschen Gesellschaft für Vererbungswissenschaft. In: Zeitschr. für ind. Abst.- und Vererbgs.
-

# Die Theorie der gleichsinnigen Faktoren in der Mendelschen Erblchkeitslehre vom Standpunkt der mathematischen Statistik.

Von Prof. Dr. **F. Bernstein** und cand. math. **A. Faust**  
(aus dem Institut für mathematische Statistik der Universität Göttingen).

(Eingegangen am 10. November 1921.)

## Inhalt.

	Seite
Einleitung . . . . .	296
1. Kapitel: Mathematisch-statistische Grundlagen . . . . .	297
§ 1. Spaltungsverhältnisse bei 2 und 3 Faktoren . . . . .	297
§ 2. Genauigkeitsmaße . . . . .	298
§ 3. Rechentechnisches . . . . .	299
2. Kapitel: Rote Kornfarbe bei Schwed. Sammetweizen . . . . .	300
§ 4. Nilsson-Ehles Gruppierung des Materials . . . . .	300
§ 5. Korrektur der Gruppierung . . . . .	303
§ 6. Prüfung der korrigierten Einteilung . . . . .	306
§ 7. Ergebnis . . . . .	309
3. Kapitel. Kapselform bei Bursa bursa-pastoris . . . . .	310
§ 8. Statistische Prüfung . . . . .	310
§ 9. Ergebnis . . . . .	313
4. Kapitel. Rote Kornfarbe bei Schwed. Buckelweizen . . . . .	314
§ 10. Nilsson-Ehles Gruppierung . . . . .	314
§ 11. Versuch einer Korrektur . . . . .	316
§ 12. Ergebnis . . . . .	317
5. Kapitel: Das Ligulamerkmak beim Hafer . . . . .	318
§ 13. Theorie . . . . .	318
§ 14. Statistische Prüfung . . . . .	219
§ 15. Korrektur der Verteilung . . . . .	221
§ 16. Ergebnis . . . . .	223

## Einleitung.

Die Theorie der gleichsinnigen Faktoren wurde in die Mendelsche Erblchkeitslehre von Nilsson-Ehle eingeführt, um gewisse Spaltungsverhältnisse zu erklären, deren Deutung bisher nicht möglich war. Er beobachtete nämlich in einigen Fällen bei Selbstbefruchtung eines Bastardes zwischen reinen Getreiderassen in der  $F_2$ -Generation nicht das bekannte Aufspaltungsverhältnis 3:1 zwischen dominantem und rezessivem Typus, sondern etwa das Verhältnis 15:1. Zuweilen traten auch überhaupt keine rezessiven Pflanzen auf. Zur Erklärung stellte Nilsson-Ehle die Hypothese auf, daß das der Untersuchung zugrunde liegende Merkmal von mehreren in gleichem Sinne wirkenden Erbfaktoren hervorgebracht wird, welche unabhängig voneinander mendeln. In der Tat müßte sich bei 2 gleichsinnigen Faktoren in der  $F_2$ -Generation 15:1 und bei 3 gleichsinnigen Faktoren 63:1 als Spaltungsverhältnis ergeben. Und im letzteren Fall wäre bei hinreichend kleinem Material überhaupt kein Auftreten rezessiver Pflanzen zu erwarten. Die Prüfung der Theorie geschieht natürlich durch Beobachtung der Aufspaltung der  $F_3$ -Generation oder späterer Generationen. Jedoch haben sich die Beobachter stets damit begnügt, die Mittelwerte der beobachteten Spaltungsverhältnisse mit den theoretischen Werten zu vergleichen.

Diese Arbeit stellt sich die Aufgabe, vom Standpunkt der mathematischen Statistik die Theorie der gleichsinnigen Faktoren in einigen charakteristischen Fällen zu prüfen. Sie darf sich daher nicht auf die Beurteilung der Mittelwerte beschränken, sondern muß vor allen Dingen untersuchen, ob sich auch die Abweichungen von den Mittelwerten nach dem Wahrscheinlichkeitsgesetz verteilen. Als statistisches Hilfsmittel dazu dient das Dispersionskriterium von Lexis<sup>1)</sup>.

Bei der Untersuchung stellt sich folgende Schwierigkeit ein. Der dominante Teil der  $F_2$ -Generation zerfällt in mehrere Klassen gemäß dem theoretischen Spaltungsverhältnis der  $F_3$ -Nachkommenschaft bei Selbstbefruchtung. Für jede einzelne Klasse existiert eine bestimmte Verteilungskurve der tatsächlichen Spaltungsverhältnisse in dem theoretischen Wert, und diese Verteilung gilt es gerade zu untersuchen. Der Beobachtung zugänglich ist aber nur das Resultat der Superposition aller dieser Verteilungskurven, welche im allgemeinen wegen des Über-

<sup>1)</sup> Lexis, Abhandlungen zur Theorie der Bevölkerungs- und Moralstatistik. Jena, G. Fischer. 1903.

einandergreifens der Einzelkurven nicht in ihre Komponenten zerfällt. Die Trennung dieser Verteilungskurven wurde nach einer neuen Methode versucht (vgl. § 5 und § 15).

## 1. Kapitel. Mathematisch-statistische Grundlagen.

### § 1. Spaltungsverhältnisse bei 2 und 3 Faktoren.

Zunächst ist es notwendig, die nach der Theorie zu erwartenden Verhältnisse festzustellen. Handelt es sich um 2 gleichsinnige dominante Faktoren A und B, welche ein bestimmtes Merkmal erzeugen können, und sind a und b die Gegenfaktoren, so hat die reine merkmaltragende Rasse die Erbformel AABB und die reine nichtmerkmaltragende Rasse aabb. Die Kreuzung beider ergibt eine einheitliche F<sub>1</sub>-Generation von der Erbformel AaBb. Betrachtet man jetzt eine F<sub>2</sub>-Generation, hervorgegangen aus einem selbstbefruchteten F<sub>1</sub>-Individuum, so kann man diese nach ihren Erbformeln in folgende Klassen einteilen:

1. Homozygot in mindestens einem dominanten Faktor;
2. Heterozygot in zwei Faktoren: AaBb;
3. Heterozygot in einem Faktor, homozygotisch im anderen rezessiven Faktor;
4. Homozygot in zwei rezessiven Faktoren: aabb.

Die apriorischen Wahrscheinlichkeiten  $w_k$  für das Auftreten dieser Klassen in F<sub>2</sub> sind:

$$\begin{aligned} w_1 &= \frac{7}{16}, \\ w_2 &= \frac{4}{16}, \\ w_3 &= \frac{4}{16}, \\ w_4 &= \frac{1}{16}. \end{aligned}$$

Bezeichnet man mit  $p_k$  die Wahrscheinlichkeit rezessiver, d. h. hier nichtmerkmalstragender, Nachkommenschaft der Individuen der  $k$ -Klasse bei Selbstbefruchtung, so ist:

$$\begin{aligned} p_1 &= 0, \\ p_2 &= \frac{1}{16}, \\ p_3 &= \frac{1}{4}, \\ p_4 &= 1. \end{aligned}$$

Handelt es sich um 3 gleichsinnige dominante Faktoren A, B, C mit den Gegenfaktoren a, b, c, so haben die reinen Linien die Erbformeln AA BB CC und aabbcc. Kreuzt man sie, so hat die F<sub>1</sub>-Generation die Formel AaBbCc. Bei Selbstbefruchtung dieses Bastards stellen sich in der F<sub>2</sub>-Generation folgende Klassen ein:

1. Homozygot in mindestens einem dominanten Faktor;
2. Heterozygot in drei Faktoren: Aa Bb Cc;
3. Heterozygot in zwei Faktoren } homozygotisch rezessiv in dem
4. Heterozygot in einem Faktor } anderen;
5. Homozygot in drei rezessiven Faktoren: aa bb cc.

Die Wahrscheinlichkeiten dieser Klassen  $w_\lambda$  und die Wahrscheinlichkeiten  $p_\lambda$  rezessiver Individuen in der durch Selbstbefruchtung erzeugten  $F_3$ -Generation sind:

$$\begin{array}{ll}
 w_1 = \frac{3}{6} \frac{7}{4}, & p_1 = 0, \\
 w_2 = \frac{1}{6} \frac{2}{4}, & p_2 = \frac{1}{6} \frac{4}{4}, \\
 w_3 = \frac{7}{6} \frac{4}{4}, & p_3 = \frac{1}{1} \frac{6}{4}, \\
 w_4 = \frac{6}{6} \frac{4}{4}, & p_4 = \frac{1}{4}, \\
 w_5 = \frac{1}{6} \frac{4}{4}, & p_5 = 1.
 \end{array}$$

## § 2. Genauigkeitsmaße.

Um in den folgenden statistischen Untersuchungen eine einheitliche Bezeichnung zu haben, werde folgendes festgesetzt. Die Anzahl der Serien der Beobachtungsreihe sei  $n$ . Jede Serie wird aus der Nachkommenschaft einer Pflanze bestehen. In der  $i$ -Serie sei  $\alpha_i$  die Anzahl der Pflanzen vom rezessiven Typus und  $\beta_i$  die Anzahl derjenigen vom dominanten Typus.  $s_i = \alpha_i + \beta_i$  ist also die Fruchtbarkeit der  $i$ -Serie. Ferner sei  $p$  die Wahrscheinlichkeit für Rezessivität in allen

Serien der Beobachtungsreihe. Man betrachte nun die Größe  $\frac{\sum \alpha_i}{\sum s_i}$ . Deren Erwartungswert ist:

$$1) \quad \left( \frac{\sum \alpha_i}{\sum s_i} \right)^c = p,$$

und ihr mittlerer Fehler beträgt:

$$2) \quad \mu \left( \frac{\sum \alpha_i}{\sum s_i} \right) = \sqrt{\frac{p \cdot q}{\sum s_i}}, \quad q = 1 - p.$$

Das einfachste Kriterium für das Vorhandensein der Grundwahrscheinlichkeit  $p$  ist das Mittelkriterium. Dieses verlangt, daß der Mittelwert  $\frac{\sum \alpha_i}{\sum s_i}$  höchstens um den mittleren Fehler  $\mu$  von seinem Erwartungswert  $p$  abweicht.

Ein Kriterium dafür, ob die Abweichungen  $\frac{\alpha_i}{s_i} - p$  sich der Zufallsverteilung anschließen, liefert das Dispersionskriterium von Lexis. Der Dispersionsquotient  $Q$  ist definiert durch die Gleichung:

$$Q^2 = \frac{\sum s_i \left( \frac{\alpha_i}{s_i} - p \right)^2}{\left\{ \sum s_i \left( \frac{\alpha_i}{s_i} - p \right)^2 \right\}^c}.$$

Er mißt also die Streuung der Beobachtungsreihe relativ zum Erwartungswert der Streuung. Man rechnet aus:

$$3) \quad Q^2 = \frac{\sum s_i \left( \frac{\alpha_i}{s_i} - p \right)^2}{n p q}.$$

Der Erwartungswert von  $Q^2$  ist 1 und der mittlere Fehler:

$$4) \quad \mu(Q^2) = \sqrt{\frac{2}{n}}.$$

Die Anwendung des Mittelwertkriteriums auf die Größe  $Q^2$  liefert das Dispersionskriterium:  $Q^2$  darf höchstens um  $\mu(Q^2)$  von 1 abweichen. In diesem Fall liegt normale Dispersion vor. Ist aber  $Q^2 < 1 - \sqrt{\frac{2}{n}}$ , d. h. ist die Streuung geringer als zu erwarten, so spricht man von unternormaler Dispersion. Für  $Q^2 > 1 + \sqrt{\frac{2}{n}}$  heißt die Dispersion übernormal; hier ist die Streuung zu groß.

### § 3. Rechentechnisches.

Da in den folgenden Untersuchungen  $p$  stets einen der Stammbrüche  $p = \frac{1}{k} = \frac{1}{4}, \frac{1}{16}, \frac{1}{64}$  bedeutet, so kann man die Formel 3 durch folgende Umformung für die Rechnung bequemer machen:

$$3a) \quad Q^2 = \frac{\sum_i \frac{(\beta_i - (k-1) \cdot \alpha_i)^2}{s_i}}{n \cdot (k-1)}.$$

Der Vorteil der Formel liegt darin, daß sie aus ganzen Zahlen aufgebaut ist. Die Quadrate wurden in den folgenden Rechnungen aus der Quadrattafel in der Wittsteinschen Logarithmentafel entnommen, desgleichen die Quadratwurzeln. Multiplikationen und Divisionen wurden, wo nichts anderes bemerkt, mit dem Rechenschieber ausgeführt.

## 2. Kapitel. Rote Kornfarbe bei Schwedischem Sammetweizen (Nilsson-Ehle<sup>1)</sup>).

### § 4. Nilsson-Ehles Gruppierung des Materials.

Nilsson-Ehle kreuzt die weiße Weizensorte 0315 mit dem roten Schwedischen Sammetweizen. Die 6 erhaltenen Bastarde gaben in der F<sub>2</sub>-Generation 78 rote Individuen und kein weißes. Alle 78 F<sub>2</sub>-Pflanzen wurden geselbstet und ihre Nachkommenschaft auf getrennten Parzellen weitergezüchtet. Es ergab sich folgende Aufspaltung in der F<sub>3</sub>-Generation:

F <sub>2</sub> -Pflanze Nr.	F <sub>3</sub> -Nachkommen		F <sub>2</sub> -Pflanze Nr.	F <sub>3</sub> -Nachkommen		F <sub>2</sub> -Pflanze Nr.	F <sub>3</sub> -Nachkommen	
	rot	weiß		rot	weiß		rot	weiß
1	42	2	27	25	0	53	9	2
2	15	0	28	34	0	54	37	0
3	85	0	29	34	0	55	33	11
4	24	0	30	6	0	56	36	0
5	13	0	31	4	0	57	32	0
6	95	0	32	15	0	58	47	0
7	42	17	33	23	0	59	25	2
8	65	0	34	29	0	60	18	0
9	37	0	35	167	0	61	13	0
10	21	0	36	30	0	62	12	0
11	57	0	37	38	12	63	7	0
12	51	1	38	81	6	64	152	0
13	60	6	39	73	0	65	74	0
14	69	0	40	61	1	66	88	0
15	41	3	41	55	18	67	58	0
16	29	7	42	82	0	68	47	2
17	52	2	43	68	21	69	108	0
18	33	9	44	58	0	70	125	2
19	52	4	45	42	1	71	59	3
20	49	0	46	36	0	72	40	2
21	37	2	47	61	0	73	86	9
22	58	0	48	69	0	74	45	1
23	26	0	49	56	0	75	72	0
24	13	0	50	24	1	76	67	8
25	13	0	51	38	0	77	42	0
26	18	0	52	23	0	78	14	1

Nach Nilsson-Ehle erklärt sich die beobachtete Art des Aufspaltens daraus, daß für die rote Kornfarbe des Schwed. Sammetweizens

<sup>1)</sup> Nilsson-Ehle, Kreuzungsuntersuchungen an Hafer und Weizen. Acta Universitatis Lundensis 1909, S. 67—73.



3 gleichsinnige Farbfaktoren verantwortlich sind. Der Sammetweizen habe die Formel AABBCc und die Sorte 0315 die Formel aabbcc. Nilsson-Ehle teilt nun obiges Material folgendermaßen in 4 Gruppen. Die 50 F<sub>2</sub>-Pflanzen, welche nur rote Nachkommen haben, betrachtet er als Vertreter der Klasse  $p_1 = 0$  (vergl. § 2). Die 5 Pflanzen Nr. 12, 40, 45, 70, 74 sollen der Klasse  $p_2 = \frac{1}{64}$  zugehören. Die 15 Pflanzen Nr. 1, 13, 15, 17, 19, 21, 38, 50, 59, 68, 71, 72, 73, 76, 78 gelten als Repräsentanten der Klasse  $p_3 = \frac{1}{16}$ . Endlich rechnet er die 8 Pflanzen Nr. 7, 16, 18, 37, 41, 43, 53, 55 zur Klasse  $p_4 = \frac{1}{4}$ . Die Klasse  $p_5 = 1$ , die lauter weiße F<sub>3</sub>-Individuen liefert, tritt nicht auf, was nicht auffällig ist, da ihre Wahrscheinlichkeit  $\frac{1}{64}$  ist und das Material nur 78 Familien umfaßt. Die apriorische Verteilung der 78 F<sub>2</sub>-Pflanzen auf die 4 ersten Klassen unter der Voraussetzung, daß die fünfte nicht auftritt, ist nun  $78 \cdot \frac{31}{63} : 78 \cdot \frac{8}{63} : 78 \cdot \frac{12}{63} : 78 \cdot \frac{6}{63}$ . Der Vergleich dieser erwartungsmäßigen Verteilung mit derjenigen von Nilsson-Ehles Gruppen liefert folgendes Bild:

	$p_1 = 0$	$p_2 = \frac{1}{64}$	$p_3 = \frac{1}{16}$	$p_4 = \frac{1}{4}$	Summe
nach N. E. . . .	50	5	15	8	78
erwartungsgemäß	45,8	9,9	14,9	7,4	78

Die große Anzahl von rein roten Familien wird von N.-E. daraus erklärt, daß einige von ihnen noch den anderen Klassen zugehören, daß aber wegen der Kleinheit dieser Familien darin kein weißes Individuum aufgetreten ist.

Es soll nun zunächst einmal angenommen werden, daß die Gruppeneinteilung Nilsson-Ehles sich deckt mit der theoretischen Einteilung in die Klassen  $p = 0, \frac{1}{64}, \frac{1}{16}, \frac{1}{4}$ . Und unter dieser Voraussetzung soll die Genauigkeit der Beobachtungsreihen bestimmt werden.

$$\text{Gruppe } p = \frac{1}{64}; n = 5.$$

Nr.	rot $\bar{z}_i$	weiß $\alpha_i$	$s_i$	$\alpha_i/s_i$	$\bar{z}_i - 63 \alpha_i$	$(\bar{z} - 63 \alpha)^2$	$(\bar{z} - 63 \alpha)^2$ s
12	51	1	52	0,019	-12	144	2,77
40	61	1	62	0,016	-2	4	0,06
45	42	1	43	0,023	-21	441	10,25
70	125	2	127	0,016	-1	1	0,01
74	45	1	46	0,022	-18	324	7,04
	324	6	330	—	—	—	20,13

$$\frac{\sum \alpha_i}{\sum s_i} = 0,018$$

$$\text{erw. } 0,016 \pm 0,007$$

$$Q^2 = \frac{20,13}{5 \times 63} = 0,06$$

$$\text{erw. } 1 \pm 0,63.$$

Gruppe p =  $\frac{1}{16}$ : n = 15.

Nr.	rot $\beta_i$	weiß $\alpha_i$	$s_i$	$\alpha_i/s_i$	$\beta - 15 \alpha$	$(\beta - 15 \alpha)^2$	$\frac{(\beta - 15 \alpha)^2}{s}$
1	42	2	44	0,045	12	144	3,38
13	60	6	66	0,091	-30	900	13,63
15	41	3	44	0,068	-4	16	0,36
17	52	2	54	0,037	12	144	2,66
19	52	4	56	0,071	-8	64	1,14
21	37	2	39	0,051	7	49	1,26
38	81	6	87	0,069	-9	81	0,93
50	24	1	25	0,040	9	81	3,24
59	25	2	27	0,074	-5	25	0,92
68	47	2	49	0,041	17	289	5,90
71	59	3	62	0,048	14	196	3,16
72	40	2	42	0,048	10	100	2,38
73	86	9	95	0,095	-49	2401	25,27
76	67	8	75	0,110	-53	2809	37,45
78	14	1	15	0,067	-1	1	0,07
							101,75
							101,75

$$\frac{\sum \alpha_i}{\sum s_i} = 0,068$$

$$\text{erw. } 0,062 \pm 0,009$$

$$Q^2 = \frac{101,75}{15 \times 15} = 0,45$$

$$\text{erw. } 1 \pm 0,36.$$

Gruppe p =  $\frac{1}{4}$ : n = 8.

Nr.	rot $\beta_i$	weiß $\alpha_i$	$s_i$	$\alpha_i/s_i$	$\alpha - 3 \beta$	$(\beta - 3 \alpha)^2$	$\frac{(\beta - 3 \alpha)^2}{s}$
7	42	17	59	0,288	-9	81	1,36
16	29	7	36	0,194	8	64	1,78
18	33	9	42	0,214	6	36	0,85
37	38	12	50	0,240	2	4	0,08
41	55	18	73	0,246	1	1	0,01
43	68	21	89	0,236	5	25	0,28
53	9	2	11	0,182	3	9	0,82
55	33	11	44	0,250	0	0	0,00
							—
							—

$$\frac{\sum \alpha_i}{\sum s_i} = 0,24$$

$$\text{erw. } 0,25 \pm 0,02$$

$$Q^2 = \frac{5,18}{3 \times 8} = 0,22$$

$$\text{erw. } 1 \pm 0,5.$$

Ein Blick auf die errechneten Zahlen zeigt, daß das Mittelwertkriterium stets sehr gut erfüllt ist, daß dagegen in jeder Gruppe erheblich unternormale Dispersion herrscht. Letzteres ist zunächst äußerst überraschend, da unternormale Dispersion bei einer Zufallsverteilung überhaupt nie zu erwarten ist. Es läßt darauf schließen, daß eine Ursache wirksam war, welche die Streuung systematisch herabdrückte. Eine solche Ursache liegt nun hier vor in der künstlichen Gruppierung des Materials.

Während nämlich in der Tat die einzelnen Verteilungen übereinander greifen, hat N.-E. einfach durch die Mittelpunkte zwischen den Stellen  $0, \frac{1}{64}, \frac{1}{16}, \frac{1}{4}, 1$  Umgebungen dieser Werte abgegrenzt und jedem so entstandenen Intervall alle Familien mit dazugehörigen  $\alpha_s$  als Vertreter derselben Klasse zugewiesen. Es ist klar, daß dadurch die natürliche Streuung ausgeschaltet wird und die Gruppen sich stärker um die Werte  $\frac{1}{64}, \frac{1}{16}, \frac{1}{4}$  häufen als der Herkunft der Reihen entspricht.

### § 5. Korrektur der Einteilung.

Es tritt also hier die in der Einleitung angedeutete Schwierigkeit auf, die Gesamtverteilung in die den Klassen  $p = 0, \frac{1}{64}, \frac{1}{16}, \frac{1}{4}$  entsprechenden Komponenten zu zerlegen. Zur Lösung dieser Aufgabe wurde folgende Methode angewendet: Die bisherige Gruppeneinteilung wird so abgeändert, daß die Dispersion in jeder Gruppe normal wird und daß das Mittelwertkriterium erfüllt bleibt. Diese Forderungen machen die Korrektur nahezu eindeutig. Man wird daher erwarten können, in der abgeänderten Verteilung eine der Natur der Sache entsprechende Verteilung zu haben. Allerdings muß man noch eine Voraussetzung über die Reihenfolge der Korrekturen machen; und da ist es plausibel, zunächst die Gruppen  $(\frac{1}{64})$  und  $(\frac{1}{16})$  in bezug auf die Dispersion von rechts her d. h. durch Hinzunahme von Familien mit größeren  $\alpha_s$  zu korrigieren. Denn bei Aufnahme von links ändert sich die Dispersion weniger stark. Der durch die Korrektur gestiegene Mittelwert von  $\alpha_s$  soll dann durch Hinzunahme von links wieder herabgedrückt werden. Zum Schluß soll Gruppe  $(\frac{1}{4})$  von links her korrigiert werden.

#### Korrektur von Gruppe $(\frac{1}{16})$ :

Man nehme aus Gruppe  $(\frac{1}{4})$  die nächstgelegene Serie Nr. 53 mit der Verteilung  $\beta : \alpha = 9 : 2$  hinzu. Dann steigt die Dispersion auf  $Q^2 = \frac{141,8}{15 \times 16} = 0,59$ . Da das noch unternormal ist, nehme man weiter die Serie Nr. 16 mit der Verteilung  $29 : 7$  hinzu. Dann wird die Dispersion  $Q^2 = \frac{141,8 + 160,4}{15 \times 17} = 1,18$ , also normal. Zur Korrektur des Mittelwerts, welcher auf  $\frac{62}{818} = 0,076$  gestiegen ist, hole man zunächst Serie Nr. 45 mit der Verteilung  $42 : 1$  von Gruppe  $(\frac{1}{64})$  her. Dadurch wird der Mittelwert  $\frac{63}{861} = 0,073$ . Da das noch zu hoch ist, muß man noch

eine Serie von links nehmen. Würde man Serie Nr. 74 mit 45 : 1 benutzen, so fiel der Mittelwert doch nur auf 0,071. Da es nun wenig wahrscheinlich ist, daß in der kleinen Gruppe  $(\frac{1}{64})$  mehr als eine mit  $p = \frac{1}{16}$  steckt, so tut man die Serie Nr. 74 lieber zurück und nimmt eine aus der Gruppe (0) hinzu. Und zwar muß man diese so wählen, daß möglichst der theoretische Mittelwert erreicht wird:

$$\frac{63}{861 + s} = 0,062,$$

$$s = \frac{63}{0,062} - 861 = 155.$$

Man wählt daher z. B. Serie Nr. 64 mit der Verteilung 152 : 0.

Korrektur der Gruppe  $(\frac{1}{64})$ :

Man füge zunächst aus Gruppe  $(\frac{1}{16})$  die Serie Nr. 17 mit der Verteilung 52 : 2 hinzu. Dabei wird die Dispersion  $Q^2 = \frac{9,88 + 101,4}{63 \times 5} = 0,35$ .

Da das noch unternormal ist, nehme man noch die Familie Nr. 50 hinzu, die die Verteilung 24 : 1 aufweist. Dann wird die Dispersion normal:

$$Q^2 = \frac{111,3 + 60,9}{63 \times 6} = 0,45. \text{ Nun muß die relative Häufigkeit } \frac{a}{s}, \text{ welche}$$

soeben auf  $\frac{5 + 2 + 1}{287 + 54 + 25} = 0,022$  gestiegen ist, durch Hinzunahme von Serien aus der Gruppe (0) gesenkt werden, und zwar ist es vernünftig, die Serien so zu wählen, daß hinterher die durchschnittliche Fruchtbarkeit der Gruppe  $(\frac{1}{64})$ , welche vorher mit 66 zu groß war, auf den Gesamtmittelwert 49 zurückgeht. Die Verteilung der Fruchtbarkeiten war ursprünglich folgende:

Gruppe	Fruchtbarkeit pro Familie
(0)	$\frac{2317}{50} = 46,2$
$(\frac{1}{64})$	$\frac{330}{5} = 66,0$
$(\frac{1}{16})$	$\frac{780}{15} = 52,0$
$(\frac{1}{4})$	$\frac{404}{8} = 50,5$
Gesamtheit	$\frac{3831}{78} = 49,2$

Die Anzahl  $x$  der  $F_3$ -Pflanzen, die aufgenommen werden müssen, ergibt sich aus dem Mittelwert, der erreicht werden soll:

$$\frac{8}{366 + x} = 0,016,$$

$$x = \frac{8}{0,016} - 366 = 134.$$

Die Anzahl der aufzunehmenden Familien ergibt sich aus der vorgeschriebenen Fruchtbarkeit:

$$\frac{366 + 134}{6 + y} = 49,$$

$$y = \frac{500}{49} - 6 = 4.$$

Es sind also 4 Serien aus der Gruppe (0) so auszuwählen, daß die Anzahl ihrer Nachkommen zusammen etwa 134 ist.

Korrektur der Gruppe ( $\frac{1}{4}$ ):

Die Gruppe ( $\frac{1}{4}$ ) kann nur von Gruppe ( $\frac{1}{16}$ ) her korrigiert werden. Und zwar ist darauf zu achten, daß dabei das Mittelwertkriterium erfüllt bleibt. Der Mittelwert der weißen Deszendenz beträgt zunächst

$\frac{88}{357} = 0,246$ . Es ist also die notwendige Bedingung zu erfüllen:

$$\frac{88 + \alpha}{357 + s} = \frac{1}{4} \pm 0,02$$

$$88 + \alpha = 89,25 + \frac{s}{4} \pm 7,14 \pm 0,02 \cdot 95$$

$$\alpha - \frac{s}{4} = 1,25 \pm 7,14 \pm 1,90$$

$$\alpha - \frac{s}{4} = 1,2 \pm 9,0 = -7,8 \text{ bis } +10,2$$

Dieser Bedingung genügen aus Gruppe ( $\frac{1}{16}$ ) nur die Serien Nr. 59 mit 25 : 2, Nr. 78 mit 14 : 1 und Nr. 21 mit 37 : 2. Die letztere scheidet aus, weil sie nicht der ersten Ungleichung genügt; denn es ist

$$\frac{88 + 2}{357 + 39} = 0,227 < \frac{1}{4} - 0,02.$$

Nimmt man die Serie Nr. 78 hinzu, so bleibt die Dispersion noch unternormal:  $Q^2 = \frac{2,58 + 8,01}{3 \times 7} = 0,48$ . Benutzt man dagegen nur die Serie

Nr. 59, so wird die Dispersion normal:  $\frac{2,58 + 13,36}{3 \times 7} = 0,76$ .

Da aus der Gruppe  $(\frac{1}{16})$  nach der Korrektur noch Serien entnommen sind, so ist noch zu prüfen, ob Mittelwert- und Dispersionskriterium hier noch stimmen. Das Mittelwertkriterium ist noch erfüllt;  $\frac{\Sigma a}{\Sigma s} = \frac{58}{916} = 0,063$ . Aber die Dispersion ist etwas übernormal geworden:  $Q^2 = \frac{464,42}{15 \times 16} = 1,93$ .

Die korrigierte Verteilung hat also folgendes Aussehen:

Gruppe [0]: 45 Serien

Gruppe  $[\frac{1}{64}]$ : 10 Serien (Nr. 12, 40, 70, 74, 17, 50 und 4 Serien aus Gruppe (0))

Gruppe  $[\frac{1}{16}]$ : 16 Serien Nr. 1, 13, 15, 19, 21, 38, 68, 71, 72, 73, 76, 78, 53, 16, 45, 64)

Gruppe  $[\frac{1}{4}]$ : 7 Serien (Nr. 7, 18, 37, 41, 43, 55, 59).

#### § 6. Statistische Prüfung der korrigierten Einteilung.

Die Verteilung der Nilsson-Ehleschen Gruppen auf die nach der Umordnung entstandenen Gruppen ergibt folgendes Bild:

		Nilsson-Ehles Gruppen				Summe
		(0)	$(\frac{1}{64})$	$(\frac{1}{16})$	$(\frac{1}{4})$	
Gruppen nach der Korrektur	[0]	45	—	—	—	45
	$[\frac{1}{64}]$	4	4	2	—	10
	$[\frac{1}{16}]$	1	1	12	2	16
	$[\frac{1}{4}]$	—	—	1	6	7
Summe		50	5	15	8	78

Um einen Maßstab für die Güte der korrigierten Gruppierung des Materials zu gewinnen, sollen jetzt die Zahlen der obigen empirischen Tabelle verglichen werden mit der theoretisch zu erwartenden, wenn die Korrektur vollständig richtig wäre. Was zunächst die Verteilung auf die einzelnen Gruppen betrifft

$$45 : 10 : 16 : 7,$$

so stimmt sie ausgezeichnet überein mit der erwartungsgemäßen Verteilung

$$45,8 : 9,9 : 14,9 : 7,4.$$

Für den weiteren Vergleich müssen die erwartungsgemäßen Zahlen erst berechnet werden. Setzt man zur Abkürzung  $\zeta = \frac{1}{2} \cdot (\frac{1}{64} + \frac{1}{16})$  und  $\eta = \frac{1}{2} \cdot (\frac{1}{16} + \frac{1}{4})$ , so sind Nilsson-Ehles Gruppen logisch folgendermaßen definiert:

$$\text{Gruppe (0) durch } \frac{\alpha}{s} = 0,$$

$$\text{Gruppe } (\frac{1}{64}) \quad , \quad 0 < \frac{\alpha}{s} < \zeta,$$

$$\text{Gruppe } (\frac{1}{16}) \quad , \quad \zeta < \frac{\alpha}{s} < \eta,$$

$$\text{Gruppe } (\frac{1}{4}) \quad , \quad \eta < \frac{\alpha}{s} < 1,$$

Zur Vereinfachung der Rechnung werde so getan, als ob alle Serien die mittlere Fruchtbarkeit  $s = 49$  hätten. Dann ist die Wahrscheinlichkeit dafür, daß die relative Häufigkeit  $\frac{\alpha}{s}$  dem Intervall  $g < \frac{\alpha}{s} < h$  angehört, vorausgesetzt daß die betreffende Familie der Klasse  $p_\lambda$  angehört:

$$\sum_{g < \frac{\alpha}{s} < h} \binom{s}{\alpha} \cdot p_\lambda^\alpha \cdot q_\lambda^{s-\alpha}, \quad q_\lambda = 1 - p_\lambda,$$

erstreckt über alle  $\alpha$ , die der Ungleichung  $g < \frac{\alpha}{s} < h$  genügen. Die apriorischen Wahrscheinlichkeiten für die Klassen  $p = 0$ ,  $p_2 = \frac{1}{64}$ ,  $p_3 = \frac{1}{16}$ ,  $p_4 = \frac{1}{4}$  sind

$$\mu_1 = \frac{37}{63}, \mu_2 = \frac{8}{63}, \mu_3 = \frac{12}{63}, \mu_4 = \frac{6}{63}.$$

Also ist die unter 78 Familien erwartungsgemäße Zahl derer, welche sowohl der Klasse  $p_\lambda$  als auch der Nilsson-Ehleschen Gruppe  $g < \frac{\alpha}{s} < h$  angehören:

$$5) \quad n_\lambda \left( g < \frac{\alpha}{s} < h \right) = 78 \cdot \mu_\lambda \cdot \sum_{g < \frac{\alpha}{s} < h} \binom{s}{\alpha} \cdot p_\lambda^\alpha \cdot q_\lambda^{s-\alpha}$$

Insbesondere ist die theoretische Zahl der Familien, die der Gruppe  $\frac{\alpha}{s} = 0$  und der Klasse  $p_\lambda$  angehören:

$$6) \quad n_\lambda \left( \frac{\alpha}{s} = 0 \right) = 78 \cdot \mu_\lambda \cdot q_\lambda^s.$$

Ausrechnung: Um die Rechnung bewältigen zu können, wurde folgende Methode angewandt. Die Logarithmen der Binomialkoeffizienten

$\log \binom{s}{\alpha}$  wurden rekursiv berechnet nach der Formel

$$\binom{s}{\alpha} = \binom{s}{\alpha-1} \cdot \frac{s-\alpha+1}{\alpha}$$

und zur Kontrolle der letzte Wert direkt mit Hilfe der Primzahlzerlegung festgestellt. Dann wurden die Logarithmen der Potenzen von  $p_\lambda$  und  $q_\lambda$  durch Addition bzw. Subtraktion mit Laufzettel sukzessive berechnet und jedesmal der letzte Wert kontrolliert. Es wurden sechsstellige Logarithmen benutzt. „Auf diese Weise ergaben sich die folgenden

Werte von  $\binom{s}{\alpha} p_\lambda^\alpha \cdot q_\lambda^{s-\alpha}$ .

$\alpha$	$\binom{s}{\alpha} p_\lambda^\alpha \cdot q_\lambda^{s-\alpha}$		
	$p_2 = \frac{1}{64}$	$p_3 = \frac{1}{16}$	$p_4 = \frac{1}{4}$
0	0,46227	0,04232	0,00000
1	0,35954	0,13826	0,00001
2	0,13697	0,22121	0,00010
3	0,03406	0,23104	0,00052
4	0,00622	0,17713	0,00198
5	0,00089	0,10628	0,00592
6	0,00010	0,05196	0,01448
7	0,00001	0,02128	0,02966
8		0,00745	0,05190
9		0,00226	0,07881
10		0,00060	0,10509
11		0,00020	0,12419
12		0,00004	0,13109
13			0,12437
14			0,10660
15			0,08291
16			0,05873
17			0,03800
18			0,02252
19			0,01225
20			0,00612
21			0,00282
22			0,00120
23			0,00047
24			0,00017
25			0,00006
26			0,00002



Daraus ergibt sich die Tabelle:

$p_\lambda$	$n_\lambda$	$q_\lambda^s$	$\sum \binom{s}{\alpha} p^\alpha q^{s-\alpha}$ $0 < \frac{\alpha}{s} < \zeta$	$\sum \binom{s}{\alpha} p^\alpha q^{s-\alpha}$ $\zeta < \frac{\alpha}{s} < \eta$	$\sum \binom{s}{\alpha} p^\alpha q^{s-\alpha}$ $\eta < \frac{\alpha}{s} < 1$
0	$\frac{37}{63}$	1	—	—	—
1	$\frac{8}{63}$	0,4623	0,3595	0,1782	—
64	$\frac{12}{63}$	0,0423	0,1383	0,8089	0,0106
1	$\frac{6}{63}$	—	—	0,0527	0,9473
4					

Diese liefert sofort nach Formel 5 und 6 die erwartungsgemäße Verteilung der Nilsson-Ehleschen Gruppen auf die Klassen  $p = 0, \frac{1}{64}, \frac{1}{16}, \frac{1}{4}$ :

$p_\lambda$	$n_\lambda \left( \frac{\alpha}{s} = 0 \right)$	$n_\lambda \left( 0 < \frac{\alpha}{s} < \zeta \right)$	$n_\lambda \left( \zeta < \frac{\alpha}{s} < \eta \right)$	$n_\lambda \left( \eta < \frac{\alpha}{s} < 1 \right)$	
0	45,8	—	—	—	45,8
$\frac{1}{64}$	4,6	3,6	1,8	—	10,0
$\frac{1}{16}$	0,6	2,0	12,0	0,2	14,8
$\frac{1}{4}$	—	—	0,4	7,0	7,4
	51,0	5,6	14,2	7,2	78

Der Vergleich dieser Verteilungstabelle mit der empirischen Verteilung der korrigierten Gruppen am Anfang dieses Paragraphen zeigt eine gute Übereinstimmung. Da die Korrektur der Gruppen unabhängig von aprioristischen Betrachtungen durchgeführt wurde, so liefert diese Übereinstimmung ein wichtiges Argument für die Brauchbarkeit der Korrekturmethode und die Richtigkeit der Korrektur.

## § 7. Resultat.

Zusammenfassend kann man sagen: die Voraussetzung dreier gleichsinniger Faktoren wird im obigen Fall durch die statistische Prüfung vollständig gerechtfertigt. Die Zugrundelegung der Nilsson-Ehleschen Gruppierung der  $F_2$ -Familien ergab in den einzelnen Gruppen unternormale Dispersion, wie es sein muß. Diese Gruppierung ließ sich fast

eindeutig derart korrigieren, daß die Dispersionen normal wurden. Die so gewonnenen Gruppen verteilten sich auch genau wie zu erwarten auf die Nilsson-Ehleschen Gruppen. Die Übereinstimmung des Experiments mit der Theorie ist also sehr gut.

### 3. Kapitel. Kapselform bei *Bursa bursa-pastoris* [Shull<sup>1)</sup>].

#### § 8. Statistische Untersuchung.

Shull kreuzte *Bursa bursa-pastoris*, deren Frucht ausgeprägt dreieckig und flach ist, mit *Bursa Heegeri*, welche eine spindelförmige Kapsel besitzt. Die F<sub>1</sub>-Generation war einheitlich mit dreieckiger Frucht versehen. Von der F<sub>2</sub>-Generation an trat bei Selbstbefruchtung Aufspaltung in die Urtypen ein. Die auftretenden Spaltungsverhältnisse erklären sich nach Shull durch die Voraussetzung zweier gleichsinniger Faktoren A und B für die dreieckige Kapselform. *B. bursa-pastoris* soll die Erbformel AAbb haben und *B. Heegeri* die Formel aabb. Was theoretisch zu erwarten ist, wurde in § 1 besprochen. Jetzt sollen Shulls Beobachtungen damit verglichen werden.

Von der F<sub>1</sub>-Generation wurden 6 Pflanzen selbstbefruchtet. Die Aufspaltung in der F<sub>2</sub>-Generation wird in Tabelle I dargestellt.

Tabelle I.

$\beta_i$	B. Heegeri $\alpha_i$	$s_i$	$\sigma_i/s_i$	
507	30	537	0,056	
146	4	150	0,027	
48	3	51	0,059	$\Sigma \alpha_i = 0,043$
179	9	188	0,048	$\Sigma s_i$
1743	72	1815	0,040	erw. 0,063 $\pm$ 0,005
159	7	166	00,42	
2782	125	2907	—	

Das Mittelwertkriterium ist hier nicht erfüllt. In jeder Familie treten durchweg zu wenig *Heegeri*-Typen auf.

Ferner wurden 18 F<sub>2</sub>-Pflanzen mit dreieckiger Kapselform selbstbefruchtet. Die F<sub>3</sub>-Nachkommenschaft muß, wie in § 1 dargestellt, theoretisch nach 4 Verhältnissen aufspalten. Die erwartungsgemäße Verteilung der Klassen  $p = 0, \frac{1}{16}, \frac{1}{4}, 1$  ist

$$7,9 : 4,5 : 4,5 : 1,1.$$

<sup>1)</sup> Shull, Duplicate genes for capsule-form in *B. bursa-pastoris*. Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre. Bd. 12, S. 97.

Das Beobachtungsmaterial zerfällt nach dem Verhältnis  $\frac{\alpha}{s}$  von selbst deutlich in entsprechende Gruppen vom Größenverhältnis

$$7 : 6 : 4 : 1.$$

Die Übereinstimmung ist befriedigend. Die Gruppen selbst sind in Tabelle II dargestellt.

Tabelle II.

$\beta_i$	Heegeri $\alpha_i$	$s_i$	$\alpha_i/s_i$	
127	2	129	0,016	Gruppe $\left(\frac{1}{16}\right) : n = 6$ $\Sigma \alpha_i = 0,049$ erw. $0,062 \pm 0,006$
288	12	300	0,040	
250	16	266	0,060	
291	22	313	0,070	
277	11	288	0,038	
293	15	308	0,049	
1526	78	1604	—	

$\beta_i$	$\alpha_i$	$s_i$	$\alpha_i/s_i$	$\beta - 3\alpha$	$(\beta - 3\alpha)^2$	$\frac{(\beta - 3\alpha)^2}{s}$	Gruppe $\left(\frac{1}{4}\right) : n = 4$
42	9	51	0,176	15	225	4,41	$\Sigma \alpha_i = 0,234$
151	40	191	0,209	31	961	5,04	$\Sigma s_i$
244	70	314	0,223	34	1156	3,67	erw. $0,25 \pm 0,016$
138	57	195	0,293	33	1089	5,59	$Q^2 = \frac{18,71}{4 \times 3} = 1,56$
575	176	751	—	—	—	18,71	erw. $1 \pm 0,71$

In der Gruppe  $\left(\frac{1}{16}\right)$  stimmt also nicht einmal das Mittelwertkriterium, während in Gruppe  $\left(\frac{1}{4}\right)$  dieses erfüllt als auch die Dispersion normal ist.

Die Pflanzen der Gruppe (0) wurden allgemein nicht weiter verfolgt. Zu anderem Zweck wurden 4  $F_3$ -Pflanzen dieser Art weitergezüchtet und ergaben lauter Nachkommen mit dreieckiger Frucht (663 Nachkommen), was mit der Theorie zusammenstimmt.

Die  $F_2$ -Pflanzen der Gruppe  $\left(\frac{1}{16}\right)$  haben der Theorie gemäß die Erbformel  $AaBb$ , sind also mit  $F_1$  identisch. Infolgedessen müssen die daraus hervorgehenden  $F_3$ -Familien genau wie die  $F_2$ -Generation nach den 4 bekannten Verhältnissen aufspalten. Dasselbe gilt für die Gruppen  $\left(\frac{1}{16}\right)$  der folgenden Generationen. In der folgenden Tabelle hat Shull daher zusammengeworfen 27  $F_3$ -Pflanzen und 50  $F_4$ -Pflanzen mit dreieckiger Frucht, welche aus Familien der Gruppe  $\left(\frac{1}{16}\right)$  stammen.

Die durch Selbstbefruchtung entstandenen 77 Familien zerfallen in der Tat nach ihrem Aufspaltungsverhältnis deutlich in die bekannten Gruppen. Allerdings tritt die Gruppe (1) nicht auf, was hier bestimmt zu erwarten wäre. Aber selbst dann wäre die theoretische Verteilung auf die Klassen  $p = 0, \frac{1}{16}, \frac{1}{4}$

$$36 : 20,5 : 20,5,$$

während die beobachteten Gruppen das Größenverhältnis

$$39 : 26 : 12$$

haben. Die Abweichung ist zu stark. Die Einzelheiten gibt Tabelle III.

Tabelle III.

Gruppe  $\left(\frac{1}{16}\right)$ :  $n = 26$ .

$\hat{p}_i$	$\alpha_i$	$S_i$	$\alpha_i/S_i$	$ps_i - \alpha_i$	$(ps - \alpha)^2$	$\frac{(ps - \alpha)^2}{s}$
287	15	302	0,050	3,9	15,2	0,0502
305	16	321	0,050	4,0	16,0	0,0498
278	24	302	0,080	-5,1	26,0	0,0861
216	21	237	0,089	-6,2	38,7	0,1630
290	22	312	0,070	-2,5	6,2	0,0199
310	15	325	0,046	5,3	28,1	0,0865
268	15	283	0,053	2,7	7,3	0,0257
300	22	322	0,068	-1,9	3,6	0,0112
268	20	288	0,069	-2,0	4,0	0,0139
288	27	315	0,086	-7,3	53,3	0,1695
304	11	315	0,035	8,7	75,7	0,2400
290	24	314	0,076	-4,4	19,4	0,0617
257	16	273	0,059	1,1	1,2	0,0044
217	10	227	0,044	4,2	17,6	0,0775
289	17	306	0,056	2,1	4,4	0,0144
291	21	312	0,067	-1,5	2,2	0,0070
289	24	313	0,077	-4,4	19,4	0,0620
284	21	305	0,069	-1,9	3,6	0,0118
299	15	314	0,048	4,6	21,2	0,0675
298	16	314	0,051	3,6	13,0	0,0414
294	18	312	0,058	1,5	2,2	0,0070
293	12	305	0,039	7,1	50,4	0,1652
253	11	264	0,042	5,5	30,2	0,1143
301	14	315	0,044	5,7	32,5	0,1033
288	25	313	0,080	-5,4	29,2	0,0932
305	11	316	0,035	8,7	75,7	0,2390
7362	463	7825	—	—	—	1,9855

$$\Sigma \alpha_i = 0,059$$

$$\Sigma s_i = 0,1695$$

$$\text{erw. } 0,062 \pm 0,003$$

$$Q^2 = \frac{1,9855 \times 16^2}{15 \times 26} = 1,30$$

$$\text{erw. } 1 \pm 0,28.$$

Gruppe  $\left(\frac{1}{4}\right)$ :  $n = 12$ .

$\beta_1$	$\alpha_1$	$s_1$	$\sigma_1/s_1$	$ps_1 - \alpha_1$	$(ps - \alpha)^2$	$\frac{(ps - \alpha)^2}{s}$
229	75	304	0,247	1,0	1,0	0,0033
221	92	313	0,294	-13,8	190,4	0,6085
210	72	282	0,256	-1,5	2,2	0,0078
239	72	311	0,232	5,8	33,6	0,1080
235	79	314	0,252	-0,5	0,2	0,0006
208	63	271	0,233	4,8	23,0	0,0849
238	77	315	0,245	1,8	3,2	0,0116
235	80	315	0,254	-1,2	1,4	0,0044
240	71	311	0,228	6,8	46,2	0,1484
218	59	277	0,213	10,2	104,0	0,3760
229	51	280	0,182	19,0	361,0	1,2900
231	65	296	0,220	9,0	81,0	0,2730
2733	856	3589	—	—	—	2,9165

Diesmal wurde die Dispersion nach Formel 3 in § 2 berechnet. Man erkennt, daß in Gruppe  $\left(\frac{1}{16}\right)$  das Mittelwertkriterium erfüllt ist und die Dispersion nur sehr wenig übernormal ist. In Gruppe  $\left(\frac{1}{4}\right)$  dagegen ist das Mittelwertkriterium nicht erfüllt, aber die Dispersion ist normal.

Weiter wurden 39  $F_2$ -Pflanzen mit dreieckiger Kapselform aus der Familie Nr. 09284, welche in Tabelle II unter Gruppe  $\left(\frac{1}{4}\right)$  mit dem Verhältnis  $\alpha : \beta = 42 : 9$  verzeichnet ist, selbstbefruchtet. Diese  $F_2$ -Pflanzen haben der Theorie gemäß die Formel Aabb oder aaBb, müssen also wie Monohybriden aufspalten, die Verteilung auf die Klassen  $p = 0, \frac{1}{4}, 1$  muß betragen  $\frac{1}{4} : \frac{2}{4} : \frac{1}{4}$ , also bei 39 Familien  
 $9,7 : 19,5 : 9,7$ .

Beobachtet wurde dagegen

$$8 : 31 : 0,$$

was nicht damit übereinstimmt. Ferner ist in der Gruppe  $\left(\frac{1}{4}\right)$  das Mittelwertkriterium nicht erfüllt.

### § 9. Ergebnis.

Die statistische Prüfung dieses Falles liefert also nur teilweise die zu erwartende Übereinstimmung mit der Theorie. An der Art der Gruppierung der Beobachtungsreihen kann das nicht liegen, weil diese wie im vorigen Fall im Sinne einer Verminderung der Dispersion wirkt. Andererseits hat sich bei der Verfolgung der 4 Generationen nichts ergeben, was grundsätzlich mit der Theorie in Widerspruch steht. Insbesondere zerfällt jede empirische Verteilungskurve in genau soviel

vollständig getrennte Erhebungen, als Gruppen zu erwarten sind, und die Mittelwerte dieser natürlichen Gruppen liegen auch dicht bei den theoretisch zu erwartenden, wenn auch manchmal weiter, als das Mittelwertkriterium erlaubt. Aus diesen Tatsachen kann man den Schluß ziehen, daß die Voraussetzung zweier gleichsinniger Faktoren für die dreieckige Kapselform im Grunde richtig ist, daß aber bei den Versuchen Fehlerquellen vorhanden waren, die die Resultate etwas verschoben.

#### 4. Kapitel. Rote Kornfarbe bei Schwedischem Binkelweizen [Nilsson-Ehle<sup>1)</sup>].

##### § 10. Prüfung bei Nilsson-Ehles Gruppierung.

Nilsson-Ehle kreuzte Schwedischen Binkelweizen von roter Kornfarbe mit der weißen Sorte 0315. Die F<sub>1</sub>-Bastarde waren alle rot.

F <sub>2</sub> -Pflanze				F <sub>2</sub> -Pflanze				F <sub>2</sub> -Pflanze				F <sub>3</sub> -Pflanze			
Nachkommen		Nachkommen		Nachkommen		Nachkommen		Nachkommen		Nachkommen		Nachkommen		Nachkommen	
Nr.	Farbe	rot	weiß	Nr.	Farbe	rot	weiß	Nr.	Farbe	rot	weiß	Nr.	Farbe	rot	weiß
1	rot	27	2	25	rot	6	1	49	rot	26	8	73	rot	42	—
2	"	10	—	26	"	24	1	50	"	8	—	74	"	28	1
3	"	38	1	27	weiß	—	23	51	"	12	1	75	"	38	1
4	"	14	—	28	rot	23	8	52	weiß	2	5	76	"	61	—
5	"	24	—	29	"	30	—	53	"	—	23	77	"	16	1
6	"	36	10	30	"	14	—	54	rot	53	—	78	"	14	—
7	"	13	2	31	"	24	6	55	"	13	—	79	weiß	1	43
8	"	12	4	32	"	16	1	56	"	39	2	80	rot	23	—
9	"	16	1	33	"	30	1	57	"	32	—	81	"	33	8
10	"	41	—	34	"	25	9	58	"	7	—	82	"	55	4
11	"	6	3	35	"	13	1	59	"	30	5	83	"	10	5
12	"	13	—	36	"	45	—	60	"	39	22	84	"	41	—
13	"	20	—	37	"	27	—	61	"	22	—	85	"	26	4
14	weiß	—	10	38	"	31	—	62	"	53	—	86	"	16	3
15	"	—	12	39	"	32	9	63	"	34	—	87	"	20	6
16	rot	26	—	40	"	15	—	64	"	8	—	88	"	42	3
17	"	39	—	41	"	17	4	65	"	36	—	89	"	42	5
18	"	24	8	42	"	36	2	66	"	41	1	90	"	57	3
19	"	24	1	43	"	50	—	67	"	43	2	91	"	7	1
20	"	21	4	44	"	17	—	68	"	37	—	92	"	19	—
21	"	26	1	45	"	11	—	69	"	10	3	93	"	18	1
22	"	35	4	46	"	6	—	70	"	63	—	94	"	29	4
23	"	43	—	47	"	34	—	71	"	27	9				
24	"	12	—	48	"	26	—	72	"	44	2				

<sup>1)</sup> Nilsson-Ehle, Kreuzungsuntersuchungen an Hafer und Weizen. Acta Universitatis Lundensis. Bd. 7 1911 II, S. 22—24.

In der  $F_2$ -Generation ergaben sich 88 rote und 6 weiße Individuen. Das Verhältnis 88:6 ist gleich 14,7:1, also nahezu 15:1. Daher vermutete Nilsson-Ehle, daß die rote Kornfarbe des Binkelweizens auf 2 gleichsinnigen Farbfaktoren beruht. Zur Prüfung wurden alle 94  $F_2$ -Pflanzen weitergezüchtet; und es entstand folgende Aufspaltung in  $F_3$  (s. S. 314).

Daß zunächst die 6 weißen Pflanzen nicht alle rein weiße Nachkommenschaft ergeben, steht im Widerspruch zur Theorie. Es wird von Nilsson-Ehle auf Fremdbestäubung zurückgeführt. Die  $F_2$ -Pflanzen roter Farbe zerfallen theoretisch in 4 Klassen gemäß der Wahrscheinlichkeit für weiße Deszendenz  $p = 0, \frac{1}{16}, \frac{1}{4}, 1$ . Die Klasse  $p = 1$  tritt überhaupt nicht auf. Die Pflanzen mit lauter roten Nachkommen rechnet N.-E. alle zur Klasse  $p = 0$ , und das übrige Material gruppiert er folgendermaßen.

Gruppe  $\left(\frac{1}{16}\right)$ :  $n = 25$ .

$\xi_i$	$\alpha_i$	$s_i$	$\sigma_i/s_i$	$\xi_i - 15 \sigma_i$	$(\xi_i - 15 \sigma_i)^2$	$\frac{(\xi_i - 15 \sigma_i)^2}{s}$
27	2	29	0,069	— 3	9	0,33
38	1	39	0,026	23	529	13,56
16	1	17	0,059	1	1	0,59
24	1	25	0,040	9	81	3,24
26	1	27	0,037	11	121	4,48
35	4	39	0,102	— 25	625	16,02
24	1	25	0,040	9	81	3,24
16	1	17	0,059	1	1	0,59
30	1	31	0,032	15	225	7,26
13	1	14	0,071	— 2	4	0,29
36	2	38	0,053	6	36	0,95
12	1	13	0,077	— 3	9	0,69
39	2	41	0,049	9	81	1,99
41	1	42	0,024	26	676	16,10
43	2	45	0,044	13	169	3,75
44	2	46	0,043	14	196	4,25
28	1	29	0,034	13	169	5,83
38	1	39	0,026	23	529	13,56
16	1	17	0,059	1	1	0,59
55	4	59	0,068	— 5	25	0,42
42	3	45	0,067	— 3	9	0,20
42	5	47	0,106	— 33	1089	23,17
57	3	60	0,050	12	144	2,40
18	1	19	0,053	3	9	0,47
29	4	33	0,121	— 31	961	29,12
789	47	836	—	—	—	152,08

20\*

$$\frac{\sum \alpha_i}{\sum s_i} = 0,056$$

erw. 0,062  $\pm$  0,012.

$$Q^2 = \frac{152,08}{15 \times 25} = 0,40$$

erw. 1  $\pm$  0,28.

Gruppe  $\left(\frac{1}{4}\right)$ :  $n = 23$ .

$p_i$	$\alpha_i$	$s_i$	$\alpha_i/s_i$	$p_i - 3\alpha_i$	$(p_i - 3\alpha_i)^2$	$\frac{(p_i - 3\alpha_i)^2}{s}$
36	10	46	0,21	6	36	0,78
13	2	15	0,13	7	49	3,27
12	4	16	0,25	—	—	—
6	3	9	0,33	—3	9	1,00
24	8	32	0,25	—	—	—
21	4	25	0,16	9	81	3,24
6	1	7	0,14	3	9	1,28
23	8	31	0,26	—1	1	0,03
24	6	30	0,20	6	36	1,20
25	9	34	0,26	—2	4	0,12
32	9	41	0,22	5	25	0,61
17	4	21	0,19	5	25	1,19
26	8	34	0,24	2	4	0,12
10	3	13	0,23	1	1	0,08
27	9	36	0,25	—	—	—
33	8	41	0,19	9	81	1,98
10	5	15	0,33	—5	25	1,67
16	3	19	0,16	1	1	0,05
20	6	26	0,23	2	4	0,15
30	5	35	0,14	15	225	6,42
39	22	61	0,36	—27	729	11,95
26	4	30	0,13	14	196	6,53
7	1	8	0,12	4	16	2,00
483	142	625	—	—	—	43,67

$$\frac{\sum \alpha_i}{\sum s_i} = 0,227$$

$$\text{erw. } 0,25 \pm 0,017.$$

$$Q^2 = \frac{43,67}{3 \times 23} = 0,63$$

$$\text{erw. } 1 \pm 0,30.$$

Die vorstehenden Rechnungen zeigen, daß in Gruppe  $\left(\frac{1}{16}\right)$  das Mittelwertkriterium gut, in Gruppe  $\left(\frac{1}{4}\right)$  dagegen schlechter erfüllbar ist. Die Dispersion ist aber jedesmal unternormal, und zwar in Gruppe  $\left(\frac{1}{16}\right)$  erheblich, in Gruppe  $\left(\frac{1}{4}\right)$  wenig. Letzteres rührt natürlich wieder von der Art der Gruppenbildung her.

## § 11. Versuch einer Korrektur.

Wenn man hier, wie im Fall des Sammetweizens, versucht, die Gruppeneinteilung so zu korrigieren, daß die Dispersionen normal werden, so zeigt sich, daß man eine so große Zahl von Familien verschieben muß, daß von einer nahezu eindeutigen Korrektur keine Rede ist. Es soll daher zuerst festgestellt werden, wie sich erwartungsgemäß die 3 Klassen  $p_i = 0, \frac{1}{16}, \frac{1}{4}$  auf die 3 Gruppen  $\frac{\alpha}{s} = 0, 0 < \frac{\alpha}{s} < \frac{1}{2}(\frac{1}{16} + \frac{1}{4})$ ,



$\frac{1}{2}(\frac{1}{16} + \frac{1}{4}) < \frac{\alpha}{s} < 1$  verteilen. Die theoretische Zahl der roten  $F_2$ -Pflanzen, die sowohl der Gruppe  $g < \frac{\alpha}{s} < h$  als auch der Klasse  $p_\lambda$  angehören, ist  $n_\lambda (g < \frac{\alpha}{s} < h) = 88 \mu_\lambda \sum_{g > \frac{\alpha}{s} < h}^{(s)} p_\lambda^\alpha \cdot q_\lambda^{s-\alpha}$ . Hierbei bedeutet  $\mu_\lambda = \frac{7}{15}, \frac{4}{15}, \frac{4}{15}$

und  $s = 29$  die mittlere Fruchtbarkeit. Die Ausrechnung wurde nach der Methode des § 5 durchgeführt und ergab die folgende erwartungsgemäße Verteilung:

$p_\lambda$	$n_\lambda \left( \frac{\alpha}{s} = 0 \right)$	$n_\lambda \left( 0 < \frac{\alpha}{s} < \frac{5}{32} \right)$	$n_\lambda \left( \frac{5}{32} < \frac{\alpha}{s} < 1 \right)$	Summe
0	41,1	—	—	41,1
$\frac{1}{16}$	3,6	19,2	0,7	23,5
$\frac{1}{4}$	—	2,7	20,8	23,5
Summe	44,7	21,9	21,5	88

Insbesondere verteilt sich also erwartungsgemäß das Material im Verhältnis 44,7 : 21,9 : 21,9

auf die hier benutzten Gruppen, während beobachtet wurde:

$$40 : 30 : 18,$$

wenn man berücksichtigt, daß die hier benutzte Gruppeneinteilung nicht genau mit derjenigen Nilsson-Ehles identisch ist. Die Übereinstimmung ist also äußerst schlecht. Infolgedessen hat es gar keinen Zweck, eine Korrektur im Sinne der theoretischen Klassen  $p = 0, \frac{1}{16}, \frac{1}{4}$  zu versuchen. Es ist zu bemerken, daß Nilsson-Ehle die anscheinend gute Übereinstimmung von Theorie und Experiment künstlich erzeugt, nämlich,

$$41,1 : 23,5 : 23,5 \text{ theoretisch,}$$

$$40 : 25 : 23 \text{ beobachtet,}$$

indem er der theoretischen Verteilung die abstrakten Klassen  $p = 0: \frac{1}{16}, \frac{1}{4}$  zugrunde legt und der beobachteten Verteilung die in diesem Paragraphen benutzten Gruppen, mit dem Unterschied, daß er noch fünf

Familien mit  $0 \leq \frac{\alpha}{s} < \frac{5}{32}$  willkürlich nach Gruppe ( $\frac{1}{4}$ ) verschiebt.

## § 12. Ergebnis.

In diesem Fall liefert die Beobachtung keine befriedigende Übereinstimmung mit der Theorie. Das Auftreten roter Pflanzen in der Nachkommenschaft weißer ist ein direkter Widerspruch. Die Gruppierung des Materials ist künstlich so gemacht, daß die bei natürlicher Ein-

teilung zu erwartende Verteilung herauskommt. In Wirklichkeit stimmt das Größenverhältnis der Nilsson-Ehleschen Gruppen gar nicht zu dem erwartungsgemäßen. Es herrscht in den einzelnen Gruppen unternormale Dispersion, aber eine einigermaßen eindeutige Korrektur nach der Methode des § 5 ist nicht möglich und hat auch keinen Zweck, da das Resultat der erwartungsgemäßen Verteilung auf die Nilsson-Ehleschen Gruppen nicht entsprechen könnte. Wenn also überhaupt der Fall so einfach liegt, daß 2 gleichsinnige Faktoren für die rote Kornfarbe maßgebend sind, so müssen grobe Fehlerquellen vorhanden sein.

## 5. Kapitel. Das Ligulamerkmal beim Hafer (Nilsson-Ehle<sup>1)</sup>).

### § 13. Theorie.

Wie schon in der Einleitung bemerkt, und wie die vorigen Fälle gezeigt haben, besteht die Schwierigkeit in der Untersuchung der Fälle gleichsinniger Faktoren darin, daß die Verteilungskurven der verschiedenen Spaltungsverhältnisse in der  $F_3$ -Generation übereinandergreifen und ihre Trennung nur mit gewisser Willkür erfolgen kann. In dem folgenden Beispiel war es Nilsson-Ehle möglich, diese Schwierigkeit zu umgehen durch Zuhilfenahme eines anderen Merkmals. So konnte eine im allgemeinen fehlerfreie Klassifizierung erreicht werden.

Nilsson-Ehle kreuzte die ligulatragende Hafersorte Nr. 0353 mit der Pedigreesorte Nr. 0101 der Fahnenhafersorte *Jaune géant à grappes*, welche als einzige bekannte Hafersorte ohne Ligula ist. Auf Grund der Aufspaltung in  $F_2$  vermutete Nilsson-Ehle, daß das Ligulamerkmal der Sorte 0353 durch 2 gleichsinnige Faktoren  $L_1$  und  $L_2$  hervorgerufen wird. Die Nachkommenschaft der  $F_2$ -Pflanzen wurde auf getrennten Parzellen weitergezüchtet. Die Beobachtung dieser Parzellen führte Nilsson-Ehle zu folgender Theorie: Die Erbfaktoren  $L_1$  und  $L_2$ , welche das Ligulamerkmal hervorrufen, äußern sich gleichzeitig in der Rispenform. Die Homozygoten  $l_1l_1l_2l_2$  tragen die dicht zusammengezogene Fahne. Homozygotie in  $L_2$  allein und Abwesenheit von  $L_1$  bewirkt einen lockeren aufgelösten Fahnentypus. Die Homozygoten in  $L_1$  endlich tragen die allseitwendig ausgebreitete Rispe. Die Heterozygoten nehmen eine intermediäre Stellung ein. Die Faktoren  $L_1$  und  $L_2$  haben also die Tendenz, den gedrängten Fahnentypus auszubreiten, und zwar wirkt  $L_1$  stärker als  $L_2$ . Auf Grund dieser Theorie teilte Nilsson-Ehle die  $F_2$ -Pflanzen in folgende Klassen:

<sup>1)</sup> Nilsson-Ehle, Kreuzungsuntersuchungen an Hafer und Weizen. Acta Universitatis Lundensis 1909, II, S. 75—85.

Klasse	F <sub>2</sub> -Pflanze			F <sub>3</sub> -Nachkommen	
	Erbformel	Ligula	Rispentypus	p	Rispentypus
1	$\left\{ \begin{array}{l} L_1 L_1 L_2 L_2 \\ L_1 L_1 L_2 l_2 \\ L_1 L_1 l_2 l_2 \end{array} \right\}$	mit	L <sub>1</sub> -Rispe	0	konstant mit allseitwendiger Rispe
2	$L_1 l_1 L_2 L_2$	"	intermediär	0	spaltend: allseitwendige Rispe — lockere Fahne
3	$L_1 l_1 L_2 l_2$	"	"	1 16	spaltend: allseitwendige Rispe — lockere Fahne
4	$L_1 l_1 l_2 l_2$	"	"	1 4	spaltend: allseitwendige Rispe — lockere Fahne
5	$l_1 l_1 L_2 l_2$	"	"	1 4	spaltend: L <sub>2</sub> -Rispe — dichte Fahne
6	$l_1 l_1 L_2 L_2$	"	L <sub>2</sub> -Rispe	0	konstant: L <sub>2</sub> -Rispe
7	$l_1 l_1 l_2 l_2$	ohne	Fahne	1	konstant mit Fahne

Es bedeutet p die Wahrscheinlichkeit ligulaloser Pflanzen  $l_1 l_1 l_2 l_2$  in der F<sub>3</sub>-Generation. Die Kombination der 4 Merkmale Ligula und Rispentypus in F<sub>2</sub> und F<sub>3</sub> gestattet nun eine ziemlich gute Ordnung des Beobachtungsmaterials nach obigen 7 Klassen. Nur Klasse 3 und 4 unterscheiden sich durch nichts als das Spaltungsverhältnis. Mit Hilfe des Rispentypus wird es z. B. möglich, 5 Parzellen, in denen nur ligula-tragende Pflanzen auftreten, als zu Gruppe 3 mit  $p = \frac{1}{16}$  zu erkennen, während man sie sonst zu  $p = 0$  gerechnet hätte.

#### § 14. Statistische Prüfung.

Wie sich aus den Erbformeln ergibt, haben die Klassen 1—7 die Wahrscheinlichkeiten

$$W_k = \frac{1}{4}, \frac{1}{8}, \frac{1}{4}, \frac{1}{8}, \frac{4}{8}, \frac{1}{16}, \frac{1}{16}.$$

Klasse	Anzahl F <sub>2</sub> -Pflanzen		Mittlerer Fehler
	beobachtet	theoretisch	
1	31	32,2	4,9
2	18	16,1	3,8
3	29	32,2	4,9
4	20	16,1	3,8
5	20	16,1	3,8
6	5	8,1	2,8
7	6	8,1	2,8
	129	128,9	—

Es wurden insgesamt 129 Familien beobachtet. Die erwartungsgemäße Anzahl der Familien 2. Klasse ist  $129 \cdot W_2$ , der mittlere Fehler dieser Zahl gleich  $\mu_2 = \sqrt{129 W_2 (1 - W_2)}$ . Vorstehende Tabelle stellt die erwartungsgemäße und die empirische Verteilung mit den mittleren Fehlern zusammen.

Man erkennt daraus, daß die Abweichungen von der theoretischen Verteilung in den Grenzen des mittleren Fehlers liegen mit Ausnahme von Gruppe 6. Es sollen jetzt weiter die aufspaltenden Parzellen, also die Gruppen 3, 4 und 5 untersucht werden nach dem Mittelwertkriterium und der Dispersion.

$$\text{Gruppe 3: } p = \frac{1}{16}, \quad n = 29.$$

Serie Nr.	mit $\beta_i$	ohne $\alpha_i$	$s_i$	$\alpha_i/s_i$	$\beta_i - 15 \alpha_i$	$(\beta_i - 15 \alpha_i)^2$	$\frac{(\beta_i - 15 \alpha_i)^2}{s}$
59	16	—	16	—	16	256	16,00
95	18	—	18	—	18	324	18,00
96	27	—	27	—	27	729	27,00
113	25	—	25	—	25	625	25,00
140	22	—	22	—	22	484	22,00
10	35	1	36	0,028	20	400	11,11
36	85	6	91	0,066	— 5	25	0,27
42	15	1	16	0,062	—	—	—
50	51	4	55	0,073	— 9	81	1,47
56	113	5	118	0,042	38	1444	12,24
66	56	3	59	0,051	11	121	2,05
67	25	1	26	0,038	10	100	3,85
80	30	3	33	0,091	— 15	225	6,81
81	39	4	43	0,093	— 21	441	10,24
88	100	6	106	0,057	10	100	0,24
89	82	8	90	0,089	— 38	1444	16,04
94	26	1	27	0,037	11	121	4,48
106	31	1	32	0,031	16	256	8,00
114	39	2	41	0,049	9	81	1,98
118	67	6	73	0,082	— 23	529	7,24
119	116	4	120	0,033	56	3136	26,13
120	62	4	66	0,061	2	4	0,06
121	23	1	24	0,042	8	64	2,67
124	64	4	68	0,059	4	16	0,24
126	33	2	35	0,057	3	9	0,26
129	107	4	111	0,036	47	2209	19,90
135	30	3	33	0,091	— 15	225	6,81
136	41	2	43	0,046	11	121	2,81
149	39	1	40	0,025	24	576	14,40
—	1417	77	1494	—	—	—	268,00

$\Sigma \alpha_i = 0,052$   
 $\Sigma s_i$   
 erw.  $0,062 \pm 0,006$

$Q^2 = \frac{268}{29 \times 15} = 0,62$   
 erw.  $1 \pm 0,26$

Gruppe 4:  $p = \frac{1}{4}$ ,  $n = 20$ .

Serie Nr.	$\beta_i$	$\alpha_i$	$s_i$	$\alpha_i/s_i$	$\beta_i - 3\alpha_i$	$(\beta_i - 3\alpha_i)^2$	$\frac{(\beta_i - 3\alpha_i)^2}{s_i}$
1	58	16	74	0,216	10	100	1,35
8	40	13	53	0,245	1	1	0,02
9	11	2	13	0,154	5	25	1,92
31	23	9	32	0,281	— 4	16	0,50
34	33	15	48	0,313	— 12	144	3,00
39	33	13	46	0,283	— 6	36	0,78
40	19	5	24	0,208	4	16	0,67
44	22	7	29	0,242	1	1	0,03
49	37	19	56	0,339	— 20	400	7,15
54	20	8	28	0,286	— 4	16	0,57
57	12	7	19	0,368	— 9	81	4,26
62	39	10	49	0,204	9	81	1,65
63	37	18	55	0,328	— 17	289	5,25
64	41	17	58	0,293	— 10	100	1,72
68	23	8	31	0,258	— 1	1	0,03
69	4	2	6	0,333	— 2	4	0,67
71	19	6	25	0,240	1	1	0,04
73	6	2	8	0,250	—	—	—
122	36	8	44	0,182	12	144	3,27
125	22	6	28	0,214	4	16	0,57
—	535	191	726	—	—	—	33,45

$$\frac{\sum \alpha_i}{\sum s_i} = 0,263$$

$$\text{erw. } 0,25 \pm 0,016$$

$$Q^2 = \frac{33,45}{3 \times 20} = 0,56$$

$$\text{erw. } 1 \pm 0,32$$

Das Ergebnis der Rechnungen ist, daß in Gruppe 3 das Mittelwertkriterium nicht gut, daß es in Gruppe 4 und 5 aber gut erfüllt ist. Die Dispersion ist in Gruppe 3 und 4 unternormal, in Gruppe 5 aber normal. Das stimmt ausgezeichnet zu der Tatsache, daß Klasse 3 und 4 nur durch das Spaltungsverhältnis unterscheidbar sind und daher die entsprechenden Gruppen künstlich getrennt sind, daß dagegen Klasse 5 gut charakterisiert ist und sich daher mit Gruppe 5 deckt.

### § 15. Korrektur der Verteilung.

Nach der in § 5 angewendeten Methode ist es jetzt auch möglich, die Verteilung zwischen den Gruppen 3 und 4 so zu korrigieren, daß die Dispersionen normal werden und das Mittelwertkriterium erfüllt ist.

Korrektur von Gruppe 3: Man nehme zunächst aus Gruppe 4 die nächstgelegene Serie 9 hinzu. Dann wird die Dispersion  $Q^2 = \frac{268 + 27,8}{30 \times 15}$

Gruppe 5:  $p = \frac{1}{4}$ ,  $n = 20$ .

Serie Nr.	$\beta_i$	$\alpha_i$	$s_i$	$\alpha_i/s_i$	$\beta_i - 3\alpha_i$	$(\beta - 3\alpha)^2$	$\frac{(\beta - 3\alpha)^2}{s}$
2	60	22	82	0,268	— 6	36	0,44
4	38	13	51	0,255	— 1	1	0,02
5	76	34	110	0,309	— 26	676	6,13
6	85	22	107	0,206	— 19	361	3,37
7	125	46	171	0,269	— 13	169	0,99
35	36	10	46	0,217	6	36	0,78
37	18	6	24	0,250	—	—	—
38	18	6	24	0,250	—	—	—
43	12	4	16	0,250	—	—	—
51	16	10	26	0,384	— 14	196	7,53
53	39	9	48	0,188	12	144	3,00
55	52	10	62	0,161	22	484	7,81
58	5	3	8	0,375	— 4	16	2,00
65	5	4	9	0,444	— 7	49	5,44
70	17	6	23	0,261	— 1	1	0,04
72	9	2	11	0,182	3	9	0,82
77	17	6	23	0,261	— 1	1	0,04
107	32	5	37	0,135	17	289	7,82
110	30	4	34	0,118	18	324	9,52
116	30	8	38	0,211	6	36	0,95
—	720	230	950	—	—	—	56,70

$$\frac{\sum \alpha_i}{\sum s_i} = 0,242$$

$$\text{erw. } 0,25 \pm 0,014$$

$$Q^2 = \frac{55,70}{3 \times 20} = 0,94$$

$$\text{erw. } 1 \pm 0,32$$

= 0,66. Nimmt man noch die Serie Nr. 122 hinzu, so steigt die Dispersion auf  $Q^2 = \frac{268 + 27,8 + 160,4}{31 \times 15} = 0,98$ , ist also normal. Die relative Häufigkeit der Rezessiven beträgt dann  $\frac{\sum \alpha_i}{\sum s_i} = \frac{77 + 10}{1494 + 57} = 0,056$  geworden, genügt also jetzt dem Mittelwertkriterium.

Korrektur von Gruppe 4:

Bei den obigen Verschiebungen hat sich in Gruppe 4 Mittelwert und Dispersion verschlechtert:

$$\frac{\sum \alpha_i}{\sum s_i} = \frac{181}{669} = 0,27,$$

$$Q^2 = \frac{28,26}{18 \times 3} = 0,52.$$

Nimmt man jetzt aber aus Gruppe 3 die nächstgelegene Serie Nr. 81 hinzu, so wird

$$\frac{\sum \alpha_i}{\sum s_i} = \frac{185}{712} = 0,259,$$

$$Q^2 = \frac{45,21}{19 \times 3} = 0,78.$$

D. h. das Mittelwertkriterium ist erfüllt, und die Dispersion ist normal.

Durch die letzte Verschiebung ist in Gruppe 3 geworden

$$\frac{\sum \alpha_i}{\sum s_i} = \frac{83}{1508} = 0,55,$$

$$Q^2 = \frac{446,0}{450} = 0,99.$$

Mittelwert- und Dispersionskriterium sind also noch erfüllt.

Endlich ist zu bemerken, daß infolge der Änderung der Gruppeneinteilung die Abweichung von der theoretischen Verteilung (vgl. S. 31) nicht größer, sondern etwas geringer geworden ist.

### § 16. Ergebnis.

Der Fall des Ligulamerkmals ergibt eine gute Übereinstimmung der Beobachtung mit der Theorie. Insbesondere ist die Dispersion normal in einer gut identifizierbaren Klasse von  $F_2$ -Familien. Dagegen zeigt sich, wie zu erwarten, unternormale Dispersion, wo Gruppenbildung nur künstlich nach dem Spaltungsverhältnis erfolgen konnte und dem Übereinandergreifen der wahren Verteilungskurven nicht Rechnung getragen wurde. Ferner gelang es durch geringe Verschiebungen, die Dispersionen normal zu machen. Und die korrigierte Verteilung stimmt innerhalb der Fehlergrenzen mit der erwartungsgemäßen.

## Referate.

**Miyoshi, M. Japanische Bergkirschen, ihre Wildformen und Kulturrassen.** Journal of the College of Science, Imp. Univ. of Tokyo, 1919, XXXIV, 1—175, 23 Taf., 1 Textfig.

Wir besitzen nur wenige monographische Bearbeitungen von Pflanzen in Bezug auf kleinste systematische Einheiten unter Heranziehung experimenteller Untersuchungen. Umso wertvoller ist diese Zusammenstellung über die wilden und kultivierten japanischen Bergkirschen. Die Arten *Prunus mutabilis* und *sachalinensis* scheinen in Japan in sehr reicher Gliederung über das ganze Land verbreitet zu sein. Da anderseits die Bergkirschen als Nationalblumen in Kultur besonders beliebt sind, sind eine große Menge Kulturrassen entstanden, die überall seit alter Zeit gezogen werden. Die verschiedenen Sippen wurden einer genauen morphologischen Analyse unterzogen und so werden 62 Formen von *P. mutabilis*, 10 von *P. sachalinensis* als Wildformen unterschieden, die sich in Blatt- und Blütenfarbe, Gestalt der Blätter und Blüten, im Wuchs u. a. unterscheiden. An Kulturformen wurden 61 von *P. serrulata* und 2 der neuen Art *P. fruticosa* festgestellt. Der morphologischen Analyse folgte womöglich eine experimentelle Prüfung der Konstanz. Die erste Generation (die Samen wurden am Standort durch natürliche Bestäubung erhalten) wurde bereits im 5. Frühjahr durch Ablaktieren auf alte Stämme von *P. mutabilis* var. *multiplex* zum Blühen und Fruchten gebracht, die zweite wächst zurzeit heran. Bei der ersten Generation wird vielfach Übereinstimmung mit den Eltern angegeben, bei manchen auch Abweichungen, doch erscheint es merkwürdig, daß nicht ein größeres Aufspalten eintritt und die vielen Ausgangssorten meist Homozygoten sein sollten. Allerdings läßt sich in dieser Hinsicht bisher nicht allzu viel feststellen, da es sich immer nur um sehr wenige Pflanzen handelt. Die genetischen Zusammenhänge der Kulturformen mit Wildformen konnten noch nicht aufgeklärt werden, wofür ja sehr umfangreiche Faktorenanalysen notwendig sind. Bei dem langsam wachsenden Objekt wird dies Jahre in Anspruch nehmen, doch stellt Verf. erfreulicherweise den Ausbau der Bearbeitung in experimenteller Hinsicht in Aussicht. Der Wert solcher experimenteller Durcharbeitung von Gruppen mit starker Elementarartenbildung ist so groß, daß solche mühsamen Arbeiten nicht genug zu begrüßen sind. Die Arbeit enthält außerdem alles Wesentliche aus älteren Angaben über die Kirsche aus alter japanischer Literatur und Kunst, die über die Zeit und den Ort der Entstehung vieler Kulturrassen (vermutlich als Mutanten) Aufschluß geben und daher für Beurteilung der Mutationshäufigkeit von Wert sein dürften, und ist mit ganz ausgezeichneten farbigen Tafeln ausgestattet, welche die meisten Typen darstellen.

Fritz v. Wettstein, Berlin-Dahlem.





2



4



5



6



7

Goldschmidt u. Machida: Über zwei eigenartige Gynandromorphe usw.



Die angegebenen Preise sind die im Juni 1922 gültigen; für das Ausland erhöhen sie sich durch den vorgeschriebenen Valuta Zuschlag. Die Preise für gebundene Bücher sind unverbindlich.

## Abhandlungen zur theoretischen Biologie

herausgegeben von  
**Professor Dr. Julius Schaxel**

Vorstand der Anstalt für experimentelle Biologie der Universität Jena

*Die Abhandlungen behandeln sich um die Erhellung des Gefüges der Begriffe, in dem die Ergebnisse planmäßiger Forschung vollständig und geordnet Aufnahme finden. Aus der Zusammenarbeit von Biologen und Philosophen sind bisher hervorgegangen:*

- Heft 1: **Über die Darstellung allgemeiner Biologie** von Julius Schaxel. Geheftet 45 Mk.
- .. 2: **Das Problem der historischen Biologie** von Richard Kroner. Geheftet 33 Mk.
- .. 3: **Der Begriff der organischen Form** von Hans Driesch. Geheftet 57 Mk.
- .. 4: **Die Gastpflege der Ameisen, ihre biologischen und philosophischen Probleme** von Erich Wasmann, S. J. Mit 1 Abb. im Text und 2 Doppeltafeln. Geheftet 81 Mk.
- .. 5: **Die Verwandtschaftsbegriffe in Biologie und Physik und die Darstellung vollständiger Stammbäume** von Kurt Lewin. Mit 11 Abbildungen im Text. Geheftet 27 Mk.
- .. 6: **Probiologie und Organisationsstufen, eine Hypothese und ihre Anwendung** von Victor Franz. Geheftet 33 Mk.
- .. 7: **Die Grundfaktionen der Biologie** von Julius Schultz. Geheftet 57 Mk.
- .. 8: **Von den Aufgaben der Tierpsychologie** von Bastian Schmid. Geheftet 24 Mk.
- .. 9: **Rassen- und Artbildung** von Friedrich Alverdes. Geheftet 66 Mk.
- .. 10: **Botanische Betrachtungen über Alter und Tod** von Ernst Küster. Geheftet 24 Mk.
- .. 11: **Reiz, Bedingung und Ursache in der Biologie** von Paul Jensen. Geheftet 30 Mk.
- .. 12: **Über den Begriff des Stoffwechsels in der Biologie** von A. Gottschalk. Geheftet 24 Mk.
- .. 13: **Die Beziehungen der Lebenserscheinungen zum Bewußtsein** von Theodor Ziehen. Geheftet 30 Mk.
- .. 14: **Die Teleologie Kants und ihre Bedeutung für die Logik der Biologie** von Emil Ungerer. Geheftet 36 Mk.
- .. 15: **Über umkehrbare Prozesse in der organischen Welt** von Valentin Haecker. Geheftet 21 Mk.

Ausführliche Verlagsverzeichnisse kostenfrei

**Inhaltsverzeichnis von Bd. XXVIII Heft 4**

**Abhandlungen**

Bernstein, F. und Faust, A., Die Theorie der gleichstimmigen Faktoren in der Mendelschen Erblchkeitslehre vom Standpunkt der mathematischen Statistik	295	323
Goldschmidt, Richard und Machida, J., Über zwei eigenartige Gynandromorphie des Schwammspinners <i>Lymantria dispar</i> L. Hierzu Tafel 3 und 4 Textfiguren	249	258
Hertwig, Günther und Pörtl, Die Vererbung des Hermaphroditismus bei <i>Melandrium</i> . Ein Beitrag zur Frage der Bestimmung und Vererbung des Geschlechts. (Mit 10 Textfiguren)	259	294

**Referat**

Miyoshi, M., Japanische Bergköschen, ihre Wildformen und Kultur rassen v. Wettstein	324
---	-----

**Titel und Inhaltsverzeichnis von Bd. XXVIII**

---

**Verlag von Gebrüder Borntraeger in Berlin W 35**

---

Die angegebenen Preise sind die im Juni 1922 gültigen. Für das Ausland erhöhen sie sich durch den vorgeschriebenen Valuta Zuschlag. Die Preise für gebundene Bände sind unverändert.

**Die Vererbung und Bestimmung des Geschlechts**

von **Professor Dr. C. Correns**-Berlin und **Prof. Dr. R. Goldschmidt**-Berlin. Erweiterte Fassung zweier Vorträge. Mit 55 z. T. farbigen Textabbildungen. Geheftet 60 Mk., gebunden 84 Mk.

**Die stoffliche Grundlage der Vererbung**

von **Th. H. Morgan**, Professor der experimentellen Zoologie an der Columbia-Universität in New-York. Vom Verfasser autorisierte deutsche Ausgabe von **Dr. Hans Nachtsheim**. Mit 118 Abbildungen. Geheftet 138 Mk., gebunden 162 Mk.

**Mechanismus und Physiologie der Geschlechtsbestimmung**

von **Professor Dr. Richard Goldschmidt**, Mitglied des Kaiser-Wilhelm-Instituts für Biologie. Mit zahlreichen Abbildungen. Geheftet 132 Mk., gebunden 150 Mk.

---

**Ausführliche Verlagsverzeichnisse kostenfrei**

**ZEITSCHRIFT**  
**FÜR**  
**INDUKTIVE ABSTAMMUNGS-**  
**UND**  
**VERERBUNGSLEHRE**

---

HERAUSGEGEBEN VON

**E. BAUR** (BERLIN), **C. CORRENS** (DAHLEM-BERLIN), **V. HAECKER** (HALLE),  
**G. STEINMANN** (BONN), **R. v. WETTSTEIN** (WIEN)

REDIGIERT VON

**E. BAUR** (BERLIN)

IN VERBINDUNG MIT

**H. NACHTSHEIM**-BERLIN (REF. ZOOL.), **E. SCHIEMANN**-BERLIN (NEUE LITER.),  
**G. STEINMANN**-BONN (REF. PAL., NEUE LITER. PAL.),  
**F. v. WETTSTEIN**-BERLIN (REF. BOTANIK)

XXIX. Band

---

**LEIPZIG**  
**VERLAG VON GEBRÜDER BORNTRAEGER**

1922

---

---

Alle Rechte vorbehalten

---

---

# Inhalt

## I. Abhandlungen

	Seite
<b>Goldschmidt, R.</b> , Untersuchungen über Intersexualität II. (Mit Tafel 2) . . . . .	145—185
<b>Hagedoorn, A. L. and A. C.</b> , Species crosses in Rats . . . . .	97—121
<b>Ikeno, S.</b> , Vererbungsversuche über die Blütenfarbe bei <i>Portulaca grandiflora</i> . . . . .	122—135
<b>Stein, Emmy</b> , Über den Einfluß von Radiumbestrahlung auf <i>Antirrhinum</i> . . . . .	1—15
<b>Toenniessen, E.</b> , Über die Entstehung erblicher Eigenschaften durch zytoplasmatische Induktion . . . . .	16—25
<b>Toenniessen, E.</b> , Über die Vererbung der Alkaptonurie des Menschen . . . . .	26—30
<b>Witschi, Emil</b> , Vererbung und Zytologie des Geschlechts nach Untersuchungen an Fröschen. (Mit Tafel 1) . . . . .	31—68

## II. Kleinere Mitteilungen

Deutsche Gesellschaft für Vererbungswissenschaft . . . . .	69—72, 135, 193—198
<b>Uphof, J. C. Th.</b> , Eine polymorphe $F_1$ -Generation aus der Kreuzung von <i>Phaseolus vulgaris</i> und <i>Phaseolus multiflorus</i> . . . . .	186—192

## III. Sammelreferat

<b>Koehler, Otto</b> , Neuere Arbeiten über hennenfiedrige Hähne . . . . .	73—82
--	-------

## IV. Referate

<b>Banta, Arthur M.</b> , Selection in Cladocera on the basis of a physiological character (Kuttner) . . . . .	141
<b>Baur, Erwin</b> , Die wissenschaftlichen Grundlagen der Pflanzenzüchtung (Zade) . . . . .	139
<b>Collier, W. A.</b> , Einführung in die Variationsstatistik, mit besonderer Berücksichtigung der Biologie (Koehler) . . . . .	199
<b>Davenport, C. B.</b> , The feebly inhibited (Siemens) . . . . .	220
<b>De Mol, W. E.</b> , Über das Vorkommen von heteroploiden Varietäten von <i>Hyacinthus orientalis</i> in den holländischen Kulturen (Kappert) . . . . .	138
<b>Entres, Joseph Lothar</b> , Zur Klinik und Vererbung der Huntingtonschen Chorea (Kahn) . . . . .	219
<b>Frets, Dr. G. P.</b> , Heredity of Headform in Man (Lenz) . . . . .	214
<b>Fruwirth und Roemer</b> , Einführung in die landwirtschaftliche Pflanzenzüchtung (Zade) . . . . .	139
<b>Gerould, John H.</b> , Blue-green caterpillars: The origin and ecology of a mutation in hemolymph color in <i>Colias</i> ( <i>Eurymus</i> ) <i>philodice</i> (Koehler) . . . . .	141

	Seite
<b>Hertwig, Oskar</b> , Zur Abwehr des ethischen, des sozialen, des politischen Darwinismus (Becher) . . . . .	200
<b>Hoffmann, Hermann</b> , Die Nachkommenschaft bei endogenen Psychosen (Kahn) . . . . .	144
<b>Kahn, Eugen</b> , Über die Bedeutung der Erbkonstitution für die Entstehung, den Aufbau und die Systematik der Erscheinungsformen des Irreseins (Eigenbericht) . . . . .	219
<b>Klatt, B.</b> , Studien zum Domestikationsproblem. Untersuchungen am Hirn (Wagenseil) . . . . .	210
<b>Klatt, B.</b> , Mendelismus, Domestikation und Kraniologie (Wagenseil) . . . . .	213
<b>Knoll, Fritz</b> , Insekten und Blumen. Experimentelle Arbeiten zur Vertiefung unserer Kenntnisse über die Wechselbeziehungen zwischen Pflanzen und Tieren (Süffert) . . . . .	202
<b>Meirowsky, E.</b> , Über die Entstehung der sogenannten kongenitalen Mißbildungen der Haut (Süffert) . . . . .	214
<b>Meirowsky und Leven</b> , Tierzeichnung, Menschenscheckung und Systematisation der Muttermäler (Süffert) . . . . .	214
<b>Nikolaewa, Dr. A.</b> , Zur Cytologie der Triticumarten (Autoreferat) . . . . .	208
<b>Nikolaewa, Dr. A.</b> , Zur Kenntnis der Chromosomenzahl in der Gattung Avena (Autoreferat) . . . . .	209
<b>Rimsky-Korsakow, M.</b> , Beobachtungen über Variabilität und Vererbung bei den Schlupfwespen (Nachtsheim) . . . . .	89
<b>Schmaltz, R.</b> , Das Geschlechtsleben der Haussäugetiere (Nachtsheim) . . . . .	143
<b>Schegalow, S.</b> , Das Erscheinen des Gigantismus beim Hafer (Autoreferat) . . . . .	207
<b>Schmidt, Johs.</b> , Racial investigations. IV. The genetic behaviour of a secondary sexual character (Nachtsheim) . . . . .	87
<b>Siemens, H. W.</b> , Einführung in die allgemeine Konstitutions- und Vererbungs-pathologie (Alverdes) . . . . .	96
<b>Sperlich, Adolf</b> , Über phyletische Potenz (Verf.) . . . . .	93
<b>Tendeloo, N. Ph.</b> , Konstitutionspathologie und Erbllichkeit (Poll) . . . . .	213
<b>Weil, A.</b> , Die innere Sekretion. Eine Einführung für Studierende und Ärzte (Koehler) . . . . .	136
<b>Whiting, P. W.</b> , Heredity in wasps. A study of heredity in a parthenogenetic insect, the parasitic wasp, <i>Hadrobracon</i> (Nachtsheim) . . . . .	89
<b>Whiting, P. W.</b> , Rearing meal moths and parasitic wasps for experimental purposes (Nachtsheim) . . . . .	89
<b>Whiting, P. W.</b> , Sex determination and biology of a parasitic wasp, <i>Hadrobracon brevicornis</i> (Wesmael). (Nachtsheim) . . . . .	89
<b>Whiting, P. W.</b> , Studies on the parasitic wasp, <i>Hadrobracon brevicornis</i> (Wesmael). I. Genetics of an orange-eyed mutation and the production of mosaic males from fertilized eggs (Nachtsheim) . . . . .	89
<b>Whiting, P. W.</b> , Studies on the parasitic wasp, <i>Hadrobracon brevicornis</i> (Wesmael). II. A lethal factor linked with orange (Nachtsheim) . . . . .	89
<b>Wolterreck, Richard</b> , Variation und Artbildung. Analytische und experimentelle Untersuchungen an pelagischen Daphniden und anderen Cladoceren (Gruber) . . . . .	83



# V. Verzeichnis der Autoren, von welchen Schriften unter der Rubrik „Neue Literatur“ angeführt sind

- Abel, O. 25. 40. 48.  
 Abrard, R. 25.  
 Adams, L. A. 40.  
 Adkins, W. S. 25.  
 Adkins, W. S. and Winton, W. M. 25.  
 Alkins, W. E. 25.  
 Altenburg, E. 6.  
 Alverdes, F. 1. 20.  
 Amman, J. 55.  
 Andrews, C. W. 42.  
 Anthony, E. 48.  
 Anthony, H. E. 48.  
 Anthony, R. 17.  
 Anthony, R. et Lionville, J. 17.  
 Arber, E. A. N. 55.  
 Armbruster, L. 1.  
 Arthaber, G. v. 42.  
 Ashby, R. C. and Malcomson, A. W.  
     10. 23.  
 Atanasoff, D. 22.  
 Athanasiu, S. 48.  
 Aumiot, J. 22.  
  
 Baehr, V. de 1. 20.  
 Bagg, R. M. 29.  
 Bagnall, R. S. 38.  
 Baker, C. F. 26. 33.  
 Bakker, D. L. 1.  
 Ballerstedt, M. 42.  
 Baltzer, F. 10.  
 Banta, O. M. 10.  
 Barbour, H. 48.  
 Bárdarson, G. G. 34.  
 Barrel, J. 40.  
 Barton, D. C. 38.  
 Bataller, J. R. 48. 49.  
 Bate, D. M. A. 40.  
 Bateson, W. 1.  
 Bateson, W. and Gairdner, A. 6.  
 Bauch, R. 6.  
 Bauer, J. 14.  
 Baur, E. 24.  
 Baur, E., Fischer, E. und Lenz, F.  
     1. 24.  
  
 Becher, S. 17.  
 Becker, W. H. 14.  
 Beebe, C. W. 48.  
 Beer, R. 6. 19.  
 Bélař, K. 20.  
 Belling, J. 19.  
 Bender, G. 34.  
 Berkhemer, F. 55.  
 Bergmann, E. 14.  
 Berliuer, M. 14.  
 Berry, E. W. 55.  
 Bertin, L. 10. 17.  
 Bierens de Haan, J. A. 2. 17.  
 Birkner, F. 53.  
 Bishop, S. C. 49.  
 Blakeslee, A. F. 6. 19.  
 Blakeslee, A. F., Cartledge, J. 6.  
 Blankenhorn, M. 26.  
 Blaringhem, M. 2. 6. 19.  
 Bluhm, A. 10.  
 Boas, F. 2. 24.  
 Bonarelli, G. y Nagera, J. J. 26.  
 Boettger, C. R. 10.  
 Boettger, C. R. und Wenz, W. 35.  
 Böhm, J. 26. 31. 34. 37.  
 Bölsche, W. 2.  
 Boulenger, G. A. 42.  
 Braun, F. 17.  
 Breitenbecher, K. J. 10.  
 Bremer, G. 19.  
 Breslawetz, L. P. 6. 7.  
 Breunner, M. 6.  
 Bridges, C. B. 10. 20.  
 Brockmann-Jerosch, H. 55.  
 Broek, A. J. J. van den 53.  
 Broilli, F. 42.  
 Broman, J. 2. 17. 18. 24.  
 Brongniart, A. 55.  
 Broom, R. 42. 43. 49. 53.  
 Broom R. and Haughton, S. H. 43.  
 Brown, B. 43.  
 Brožek, A. 7.  
 Brüel, L. 17.  
 Bryant, W. L. 39.

- Brydone, R. M. 31. 32.  
 Bubnoff, S. v. 26.  
 Buckmann, S. S. 32.  
 Budde, M. 14.  
 Burekhardt, C. 26.  
 Burkitt, M. C. 53.  
 Burling, L. 32.  
 Burlingame, L. L. 7.  
 Butler, A. G. 17.  
  
 Calman, W. T. 39.  
 Canu, F. and Bassler, R. S. 31.  
 Case, E. C. 43.  
 Castle, W. E. 2. 10. 23.  
 Caullery, M. and Mesnil, F. 17.  
 Chambers, R. 16.  
 Champy, C. 10. 11.  
 Chandler, M. E. J. 55.  
 Chaney, R. W. 56.  
 Chapellier, A. 11.  
 Chapman, F. 26. 29.  
 Checchia-Rispoli, G. 34.  
 Child, C. M. 17.  
 Chilton, C. 39.  
 Christie, W. 7.  
 Church, A. H. 56.  
 Clarke, J. M. 25. 49.  
 Clarke, W. F. and Wheeler, W. C. 31.  
 Claus, H. 37.  
 Clausen, J. 7. 19.  
 Clausen, R. E. and Goodspeed, T. H. 7.  
 Clements, E. F. 25.  
 Cobb, F. 7.  
 Cockerell, T. D. A. 34. 35. 39. 41.  
 Cockerell, T. D. A. and Sandhouse, G. 39.  
 Colin, H. 7.  
 Collier, W. A. 2.  
 Cooke, C. W. 35.  
 Correns, C. und Nachtsheim, H. 2.  
 Cossmann, M. 33.  
 Costantini, G. 7.  
 Coulter, J. M. and Land, W. J. G. 56.  
 Courier, R. 11.  
 Cowper Reed, F. R. 26. 32.  
 Crampton, G. C. 11.  
 Crew, F. A. E. 11.  
  
 Crick, G. C. 27.  
 Culp, W. 2.  
 Cunningham, T. T. 2.  
 Currie, E. D. 31.  
 Cushman, J. A. 29.  
 Czaja, A. T. 7. 19.  
 Czuber, E. 2.  
  
 Dacqué, E. 25.  
 Dahl, F. 2.  
 Dahmer, G. 26.  
 Dall, W. H. 33.  
 Dal Piaz, G. 41.  
 Daniel, L. 7.  
 Darwin, C. 2.  
 Darwin, L. 24.  
 Dauforth, C. H. 18.  
 Davenport, C. B. 24.  
 Deecke, W. 39.  
 Detlefsen, G. A. 11.  
 Detlefsen, I. A. and Holbrook, F. M. 11. 23.  
 De Toni, A. 26.  
 Dickerson, R. E. 26.  
 Dickerson, R. E. and Kew, S. W. 26.  
 Diener, C. 30. 37.  
 Diener, K. 25.  
 Dietrich, W. O. 32. 49.  
 Dohi, K. 14.  
 Dollfuß, G. J. et Dautzenberg, Ph. 35.  
 Dollfuß, G. F. et Fritel, P. H. 56.  
 Doms, H. 2.  
 Douthitt, H. 43.  
 Douvillé, H. 29.  
 Dowson, W. J. 22.  
 Drevermann, F. 43.  
 Dubois, A. 49.  
 Dubois, E. 53.  
 Dürken, B. 2.  
 Dürken, B. und Salfeld, H. 3. 25.  
  
 East, E. M. 7.  
 Eastman, Ch. R. 41.  
 Eaton, F. G. 53.  
 Edwards, W. N. 56.  
 Eickstedt, E. v. 14.  
 Eidmann, H. 11.

- Ellinger, T. 23.  
 Engler, A. 7.  
 Entres, J. L. 14.  
 Erdman, R. 3.  
 Erdtmann, G. 56.  
 Etheridge jun., R. 56.  
 Ewald, R. 23.  
 Eyster, W. H. 7.  
  
 Fabiani, R. 32. 49.  
 Fairchild, D. 19.  
 Faura, M. et Canu, F. 32.  
 Fejervary, Baron G. J. v. 43.  
 Feige, E. 11. 23.  
 Felix, J. 30.  
 Fenyes, D. 11.  
 Fernald, M. L. 16.  
 Fernandez, M. 17.  
 Feuerborn, H. J. 3.  
 Fischer, E. 11. 24.  
 Fischer, H. 16.  
 Fischer, J. 14.  
 Fischer, K. 33.  
 Florin, R. 56.  
 Förste, A. F. 39.  
 Fourtau, R. 31.  
 Franke, F. 37.  
 Frenguelli, J. 49.  
 Frentzen, K. 26. 56.  
 Frets, G. P. 3. 14.  
 Fritzsche, C. H. 26.  
 Fromme, F. D. and Wingard, S. A. 22.  
 Frost, H. B. 7.  
 Fruwirth, C. und Roemer, T. 3. 22.  
 Fuchs, A. 27.  
 Fuchs, W. 14.  
  
 Gagel, C. 53.  
 Gajewsky, N. 11.  
 Gante, Th. 7.  
 Gardner, J. A. and Aldrich, T. H. 33.  
 Gates, R. 3.  
 Gastee, C. T. A. 32.  
 Gelei, J. 20.  
 Germain, L. 35.  
 Gerould, J. H. 11.  
 Gerth, H. 30.  
  
 Geyer, D. 33. 35.  
 Gidley, J. W. 49.  
 Gildemeister, E. 7.  
 Gillet, S. 35.  
 Gilmore, C. W. 43. 44.  
 Girty, G. H. 27.  
 Goetsch, W. 11.  
 Goette, K. 21.  
 Goodrich, E. S. 3. 41.  
 Gorini, C. 7.  
 Gothan, W. 56.  
 Gothan, W. und Nagel, K. 56.  
 Gottschiek, F. 33. 35.  
 Grandori, L. 56.  
 Granger, W. 49.  
 Granger, W. and Gregory, K. 49.  
 Gregory, J. W. 30. 31.  
 Gregory, W. K. 40. 44. 49. 53.  
 Griffée, F. 8.  
 Grote, L. 3. 24.  
 Gruits, F. F. and Broderick, T. M. 59.  
 Guillarmod, J. J. 56.  
 Guinier, P. 8.  
 Guyer, M. F. 11.  
  
 Haack, W. 39.  
 Haarmann, E. 31.  
 Haas, F. 35.  
 Haase-Bessell, G. 19.  
 Hagedoorn, A. L. 3.  
 Haldane, J. B. S. 11.  
 Halle, T. G. 56.  
 Hallquist, C. 8.  
 Hamshaw, T. H. 57.  
 Hance, R. T. 19.  
 Handlirsch, A. 39.  
 Hanna, H. D. 17.  
 Harlan, H. V. and Anthony, S. 22.  
 Harms, W. 11. 20.  
 Harries, J. A., Kirkpatrick, W. T.,  
     Blakeslee, A. F. and Card, L. E. 11. 23.  
 Hasebroek, K. 11.  
 Hauff, B. 27.  
 Haughton, S. H. 44. 45. 53.  
 Hauser, O. 54.  
 Hawkins, H. L. 31.  
 Hay, O. P. 40. 49. 54.

- Hayes, H. K. and Garber, R. J. 3. 22.  
 Hegner, R. W. and Hsiang-Jong Wu 17.  
 Heikertinger, F. 3. 11.  
 Heilbrunn, L. V. 20.  
 Heissen, F. 15.  
 Heribert-Nilsson, N. 8. 22.  
 Heritsch, F. 27. 30.  
 Herrmann, F. 8. 22.  
 Hertwig, O. 3.  
 Hilber, V. 54.  
 Hiltzheimer, M. 49.  
 Hind, W. 37.  
 Hoepen, E. C. N. van 37. 45.  
 Hoffmann, H. 15.  
 Hogben, L. T. and Huxley, T. S. 18.  
 Holden, R. 57.  
 Holland, W. J. 45.  
 Holmboe, J. 16.  
 Honda, H. 20.  
 Hoogland, D. M. 12.  
 Hopkins, H. S. 18.  
 Hopmann, R. 15.  
 Horst, M. 54.  
 Horwood, A. R. 39.  
 Hovasse, R. 20.  
 Hovelacque, A. 12.  
 Huene, F. v. 45. 46.  
 Huff, F. 23.  
 Hundt, R. 30.  
 Huxley, J. S. 12. 18.  
  
 Ickelius, E. 27.  
 Ishiwara, J. 41.  
  
 Jackmann, O. 3.  
 Jackson, J. W. 32.  
 Jackson, R. T. 25.  
 Jacot-Guillarmod 54.  
 Jaekel, O. 25.  
 Janensch, W. 46.  
 Jeffrey, E. C. 16.  
 Johnston, M. S. 30.  
 Joleau, L. 46.  
 Jones, D. F. 8.  
 Jordan, D. S. 18. 41.  
 Just, G. 3.  
  
 Kajanus, B. 8.  
 Keilhack, K. 30.  
 Kennard, A. S. and Woodward, B. B.  
     33. 36.  
 Kew, W. S. W. 31.  
 Key, W. E. 24.  
 Kindle, M. E. 27.  
 Klaatsch, H. 54.  
 Klatt, B. 3. 12.  
 Klett, B. 33. 34.  
 Klimmer, M. 16.  
 Klinghardt, F. 35.  
 Klopstock, A. 15.  
 Knowlton, F. H. 57.  
 Knowlton, F. W. 57.  
 Köppe-Norden 23.  
 Korschelt, E. 3.  
 Kräusel, R. 57.  
 Krediet, G. 20.  
 Kristoffersson, K. B. 8.  
 Kroemer, K. 22.  
 Kronacher, C. 23.  
 Krusinga, P. 37.  
 Kurtz, F. 57.  
  
 Lambrecht, K. 48.  
 Lancefield, R. C. and Metz, C. W. 12. 20.  
 Lang, W. D. 25. 32. 37.  
 Lange, J. 15.  
 Laughlin, H. H. 3.  
 Leegaard, F. 15.  
 Lehmann, E. 8.  
 Leidhold, Cl. 32.  
 Leighton, M. M. 39.  
 Leighty, C. E. and Boshnakian, S. 8.  
 Leitch, J. 8.  
 Lenz, F. 4. 15. 24.  
 Leuthardt, F. 27.  
 Lilienfeld, F. 8.  
 Lillie, F. R. 20.  
 Lindhard, E. 8. 22.  
 Lindstrom, E. W. 4.  
 Lippincott, W. A. 12.  
 Litardière, R. de 19.  
 Little, C. C. 12.  
 Lochow, F. v. 23.  
 Loomis, F. B. 46. 50.

- Lotsy, J. P. 4. 8.  
 Lotti, B. 27.  
 Love, A. G. and Davenport, C. B. 24.  
 Lull, R. S. 41. 46. 50.  
 Lundborg, H. and Runnström 4. 24.  
 Lundquist, G. 57.  
 Luyten, J. en Versluys, M. C. 16.  
 Lynch, C. G. 12.  
  
 MacCurdy, G. G. 54.  
 Malloch, W. S. 8.  
 Maltey, C. A. 46.  
 Marshall, P. 27. 36.  
 Marshall, P. and Murdoch, R. 27. 34.  
 Mather, K. F. 27.  
 Matsumoto, H. 50.  
 Matthew, W. D. 4. 41. 50.  
 Matthew, W. D. and Granger, W. 48. 50.  
 Maurer, F. 4.  
 Mautner, H. 15.  
 Mavor, J. W. 12.  
 Mayer, O. 15.  
 Mayet, Nague et Daraste de la Chavanne  
     50.  
 McBride, E. W. 4.  
 McDonald, A. I. and Trueman, A. E. 36.  
 McLearn, E. M. 35.  
 McRostie, G. P. 8.  
 Meirowsky, E. und Lewen, L. 12.  
 Meisenheimer, J. 21.  
 Melchers, L. E. and Parker, J. H. 22.  
 Menzel, P. 57.  
 Merriam, T. C. 51.  
 Merriam, J. C. and Stock, C. 41.  
 Meunier, F. 39.  
 Miller, S. R. and Gidley, J. W. 51.  
 Miyake, K. and Imai, Y. 8.  
 Miyozawa, B. 9.  
 Miyoshi, M. 9.  
 Mohr, O. L. 4.  
 Mohr, O. L. and Sturtevant, A. 12.  
 Mol, W. E. de 16. 19.  
 Molengraaff, C. A. F. 41.  
 Mollison, T. 54.  
 Montandon, R. et Gay, L. 54.  
 Moodie, R. L. 46. 57.  
 Mook, C. Ch. 46.  
  
 Moore, C. R. 18.  
 Morgan, J. de 27. 34.  
 Morgan, T. H. 4. 20.  
 Moser, F. 18.  
 Muckermann, H. S. J. 4.  
 Munerati, O. 9. 22.  
 Musy, M. 51.  
  
 Nachtsheim, H. 4.  
 Naef, A. 37.  
 Neaverson, E. 29.  
 Neurath, R. 15.  
 Newman, H. H. 18. 21.  
 Newton, E. T. 48.  
 Newton, R. B. 29.  
 Nielsen, K. B. 30.  
 Nikolaëwa, A. 19.  
 Nielsson, M. P. 24.  
 Nilsson-Ehle, H. 9.  
 Nopsca, F. v. 46.  
 Nutting, C. C. 4.  
  
 O'Connell, M. 37. 38.  
 Ohshima, H. 18.  
 Oldroyd, T. S. 34.  
 d'Oliveira, J. D. 9.  
 Onslow, H. 12.  
 Oppenheim, P. 31.  
 Osborn, F. 25.  
 Osborn, H. F. 24. 46. 21.  
 Osborn, H. F. and Mook, Ch. C. 46. 47.  
 Ostenfeld, C. H. 9.  
 Oswald, F. 51.  
  
 Painter, T. S. 21.  
 Parona, C. F. 35.  
 Park, J. 30.  
 Parker, J. H. 9.  
 Parks, W. A. 47.  
 Parnell, F. R. 22.  
 Paulsen, J. 15.  
 Pax, F. 34.  
 Payne, T. A. and Denny, M. 12.  
 Pearl, R. 4. 12. 15.  
 Pearl, R. and Schoppe, W. J. 18.  
 Pease, M. S. 4.  
 Peglion, V. 23.

- Pélonrde, F. 57.  
 Peltier, G. S. and Neal, D. C. 9. 23.  
 Péterfi, T. 4.  
 Peterson, O. A. 51.  
 Petronievics, B. 42.  
 Peyer, B. 42.  
 Pfeiler, W. 23.  
 Philipps, J. C. 12.  
 Pia, J. v. 57.  
 Pilgrim, G. C. and Cotter, P. 51.  
 Pilsbry, H. A. 39.  
 Pilsbry, H. A. and Brown, A. P. 34.  
 Pitt, F. 12.  
 Plahn, H. 23.  
 Pohlig, H. 54.  
 Poisson, R. 21.  
 Pol 15.  
 Poll, H. 12. 24.  
 Pompecky, J. R. 47.  
 Popper, E. 15.  
 Portis, A. 51.  
 Powell, S. L. 30.  
 Powers, S. 36.  
 Prell, H. 45.  
 Principi, P. 42.  
 Prziham, H. 5.  
 Punnett, R. C. and Pease, M. S. 12.  
 Rabaud, E. 13.  
 Ramström, M. 54.  
 Rathbun, J. B. 39.  
 Rauther, M. 36.  
 Raw, F. 41.  
 Raymond, E. P. 27. 39. 59.  
 Reck, H. 27.  
 Reck, H. und Dietrich, O. 51.  
 Reed, F. R. C. 40.  
 Reed, G. M. 5. 23.  
 Reichert, E. T. 9.  
 Reinke, J. 5.  
 Reis, O. M. 47.  
 Renner, O. 19.  
 Revilliod, P. 51.  
 Richards, A. and Thompson, J. 18.  
 Richardson, L. 38. 40.  
 Richarz, S. 41.  
 Richter, R. 32. 40.  
 Richter, R. und E. 40.  
 Riddle, O. and Behre, E. H. 21.  
 Rinsky-Korsakow, M. 13.  
 Roberts, E. 13.  
 Rogers, A. W. 47.  
 Roig, M. S. 38.  
 Rollier, L. 33. 36.  
 Ronchadze, J. 38.  
 Rosén, S. 59.  
 Rosenkrantz, A. 27. 28.  
 Rovereto, G. 51.  
 Ruedemann, R. 28. 38. 40.  
 Salmi, B. 57.  
 Salmond, E. S. and Wormald, H. 9.  
 Salzmann, M. 16.  
 Sánchez y Sánchez, D. 54.  
 Sandegren, R. 58.  
 Saville, M. H. 54.  
 Sax, K. 19.  
 Saxton, E. W. and Huxley, T. S. 13.  
 Schaede, 17. 19.  
 Schaxel, J. 13.  
 Schegalow, S. 9.  
 Schickfus, E. v. 23.  
 Schiemann, E. 9.  
 Schischkoff, G. und Konsuloff, St. 13.  
 Schlagintweit, O. 38.  
 Schlecht, F. 9. 23.  
 Schlosser, M. 51. 52.  
 Schmidt, H. 38.  
 Schmidt, M. 42.  
 Schneid, T. 38.  
 Schrader, F. 21.  
 Schubert, A. 16.  
 Schuchert, Ch. 25.  
 Schulthess, B. 52.  
 Schuster, J. 57.  
 Schwalbe, G. 54.  
 Scott, D. H. 5. 17. 58.  
 Seiler, J. 21.  
 Seiler, J. und Haniel, C. B. 21.  
 Seitz, O. 35.  
 Sellards, E. H. 47. 54.  
 Sergeiew, A. S. 52.  
 Seward, A. C. 58.  
 Seyfarth, C. 16.

- Sherlock, R. L. 28.  
 Showalter, A. M. 20.  
 Shufeldt, B. W. 48.  
 Shuler, E. W. 47.  
 Shull, G. H. 5.  
 Siemens, H. W. 16.  
 Simionescu, J. 52.  
 Sinclair, W. J. 47.  
 Sinnot, W. E. and Bailey, J. W. 58.  
 Sirks, M. J. 5.  
 Smetana, V. 40.  
 Smith, B. 36.  
 Smith, K. 5.  
 Süderberg, F. 9.  
 Sollas, W. J. 47.  
 Somogyi v. Szilagysomlyo, K. 28.  
 Spath, L. F. 38.  
 Spriestersbach, J. 28. 35.  
 Springer, F. 31.  
 Squinabol, S. 30.  
 Standley, P. C. 13.  
 Stanton, T. W. 28.  
 Stanton, T. W. and Vaughan, T. W. 28.  
 Stanton, W. T. 35.  
 Stefanescu, S. 52.  
 Stefano, G. de 42.  
 Stehlin, H. 52.  
 Steiner, H. 47. 48.  
 Steinmann, G. 54. 58.  
 Steuer, A. 28.  
 Stevens, N. E. 58.  
 Stieve, H. 13. 21.  
 Stingelin, T. 52.  
 Stockard, C. R. 18.  
 Stoller, J. 58.  
 Stolley, E. 28.  
 Stolte, H. A. 13.  
 Störmer, L. 28.  
 Strauss, H. 16.  
 Stromer, E. 41. 42.  
 Sturtevant, A. H. 5. 13.  
 Sundelin, U. 28.  
 Swinnerton, H. H. 25. 40.  
 Sydow, H. 17.  
 Taliaferro, W. H. 13.  
 Tedin, H. 23.  
 Teilhard de Chardin, P. 52.  
 Thomson Flynn, T. 52.  
 Thomson, J. A. 33.  
 Thorpe, M. R. 52.  
 Tjebbes, K. 9.  
 Tiedje, H. 21.  
 Torrey, R. E. 58.  
 Trechmann, C. T. and Woolacott, D. 35.  
 Trechmann, T. C. 33.  
 Trelease, W. 58.  
 Troedsson, H. 28.  
 Troxell, E. L. 25. 52. 53.  
 Trueman, A. E. 38.  
 Tschermak, A. 5.  
 Tschermak, E. 9.  
 Tschulok, S. 5.  
 Twelfhofel, W. 41.  
 Twenhof, W. A. 58.  
 Uexküll, J. v. 5.  
 Ulbrich, M. 5.  
 Ulbrich, W. 24.  
 Uphof, J. C. T. 9.  
 Vaughan, T. W. 30.  
 Vaulx, R. de la 13.  
 Vavilov, N. 17.  
 Vestergaard, H. A. B. 10.  
 Vidal, L. M. 28. 34.  
 Vilaseca, S. 28.  
 Vilmorin, J. de 10.  
 Virchow, H. 54.  
 Vollbrecht, E. 31.  
 Voss, F. 13.  
 Vredenburg, E. 28.  
 Wachter, W. L. 13.  
 Wade, Bruce 40.  
 Wagner, A. J. 36.  
 Walker, E. W. A. 13.  
 Walkom, A. B. 58.  
 Walter, A. C. 21.  
 Wanter, G. H. M. 13.  
 Watson, D. M. S. 33. 42. 47. 53.  
 Wedekind, R. 31.  
 Wegner, R. N. 47.  
 Weidenreich, F. 5.

- Weinberg, W. 5.  
Weitz, W. 16.  
Weller, St. 25.  
Wells, B. W. 5.  
Wenz, W. 28. 34. 36.  
Wepfer, E. 38.  
Werth, E. 54. 55.  
Wesenberg, C. 14.  
Wettstein, F. v. 10.  
Wickham, H. F. 40.  
Wiegers, F. 55.  
Wieland, G. R. 47. 58.  
Wilckens, O. 29.  
Willer, B. H. 18.  
Williams, H. S. 35.  
Williams, H. S. and Breger, C. L. 29.  
Williams, M. Y. 29.  
Williston, S. W. 41.  
Wiman, C. 38. 47.  
Winge, Ö. 5.  
Wingrave, W. 38.
- Witschi, E. 14.  
Witte, H. 10.  
Woldrich, J. 29.  
Woodruff, L. L. 21.  
Woodward, A. S. 42. 48.  
Wortmann, J. L. 53.  
Wright, S. 56.  
Wright, S. and Lewis, P. A. 14.  
Wrigley, A. 34.
- Yabe, H. 30.  
Yabe, H. and Endô, S. 58.  
Yabe, H. and Shimizu, S. 38.  
Yamaguchi, Y. 10.
- Zeleny, C. 14.  
Zelizko, J. V. 29. 53.  
Zimmermann, R. 16.  
Zmuda, A. T. 59.  
Zschokke, F. 29.



BAND XXIX Heft I

**ZEITSCHRIFT**  
FÜR  
**INDUKTIVE ABSTAMMUNGS-**  
**UND**  
**VERERBUNGSLEHRE**

HERAUSGEGEBEN VON

**E. BAUR** (BERLIN), **C. CORRENS** (DAHLEM-BERLIN), **V. HAECKER** (HALLE),  
**G. STEINMANN** (BONN), **R. v. WETTSTEIN** (WIEN)

REDIGIERT VON

**E. BAUR** (BERLIN)

IN VERBINDUNG MIT

**H. NACHTSHEIM**-BERLIN (REF. ZOOL.), **E. SCHIEMANN**-BERLIN (NEUE LITER.),  
**G. STEINMANN**-BONN (REF. PAL., NEUE LITER. PAL.),  
**R. v. WETTSTEIN**-BERLIN (REF. BOTANIK)

**LEIPZIG**  
**VERLAG VON GEBRÜDER BORNTRAEGER**

1922

Die „Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre“ erscheint in zwanglosen Heften, von denen vier einen Band von etwa 20 Druckbogen bilden.

Manuskripte, zur Besprechung bestimmte Bücher und Separata, sowie alle auf die Redaktion bezüglichen Anfragen und Mitteilungen sind an

**Prof. Dr. E. Baur, Berlin N 4, Invalidenstraße 42;**

Landwirtschaftliche Hochschule

zu senden; alle geschäftlichen Mitteilungen an die

**Verlagsbuchhandlung Gebrüder Borntraeger in Berlin W 35,**

**Schöneberger Ufer 12a.**

Die Mitarbeiter erhalten für Originalabhandlungen und kleinere Mitteilungen ein Bogenhonorar von 64 Mk., für Referate 96 Mk., für Literaturlisten 128 Mk. Bei Originalabhandlungen von mehr als drei Druckbogen Umfang wird nur für die ersten drei Bogen Honorar gezahlt. Dissertationen werden nicht honoriert.

Der durch Textfiguren und größere Tabellen eingenommene Raum wird nur bis zu einem Umfang von je einer Seite pro Bogen honoriert.

Außergewöhnlich hohe Korrekturkosten, die durch unleserliche Manuskripte oder größere nachträgliche Änderungen am Texte verursacht sind, werden vom Honorar in Abzug gebracht.

Die Abhandlungen und kleineren Mitteilungen können in deutscher, englischer, französischer oder italienischer Sprache verfaßt sein. Referiert wird im wesentlichen in deutscher Sprache.

Von den Abhandlungen werden den Autoren 50 Abzüge ohne besonderen Titel auf dem Umschlag kostenfrei geliefert, von den „kleineren Mitteilungen“ gelangen nur auf besondere, rechtzeitige Bestellung 50 Freiabzüge zur Aufertigung. — Werden weitere Sonderabzüge gewünscht, so ist die Anzahl rechtzeitig, spätestens bei Rücksendung der ersten Korrektur, zu bestellen. Die über 50 Exemplare hinaus gewünschte Anzahl der Separata wird mit 3 Mk. für jeden Druckbogen berechnet. Ein besonderer Titel auf dem Umschlag kostet 40 Mk. Etwa gewünschte Änderungen der Paginierung werden besonders in Ansatz gebracht. Bei mehr als 50 Abzügen gelangt stets ohne besonderen Auftrag ein Umschlag mit besonderem Titel zur Verwendung.

Einseitig bedruckte Sonderabzüge der „Neuen Literatur“ können von den Abonnenten der Zeitschrift zum Preise von 60 Mk. für den Band bei rechtzeitiger Bestellung bezogen werden.

# Über den Einfluß von Radiumbestrahlung auf Antirrhinum.

(Vorläufige Mitteilung.)

Von **Emmy Stein.**

(Eingegangen 22. August 1921.)

Die auf der Versammlung der deutschen Gesellschaft für Vererbungswissenschaft demonstrierten Antirrhinum sind der Anlaß zu einigen vorläufigen Worten über die mit Radium angestellten Versuche.

Dieselben nahmen ihren Ausgang von Vegetationspunktsbestrahlungen und wurden gleichzeitig mit einer ganzen Reihe anderer Experimente ausgeführt, die eine Beeinflussung des Vegetationspunktes durch chemische und sonstige Einwirkungen bezweckten. Alle diese Versuche, zu denen die Anregung von E. Baur ausging, dienten der Frage einer Auslösung von Mutationen durch künstliche Einflüsse. Von ihnen soll später und an anderer Stelle die Rede sein. Die heutige Skizze soll weiter nichts, als die Versuchsanordnung angeben, und die kleine Gruppe der genannten Vegetationspunktbestrahlungen behandeln, die wegen ihres der Fragestellung gegenüber negativen Ergebnisses bereits abgeschlossen sind.

Über die weiteren Radium-Versuche, und die durch sie hervorgerufenen vielseitigen Erscheinungen, die man in ihrer Gesamtheit als „Radiomorphosen“ bezeichnen könnte, sollen an dieser Stelle nur vorläufige Angaben gemacht werden, weil er sich um eine im Gang befindliche Arbeit handelt, über die ein abschließendes Urteil noch nicht zu fällen ist. Auch die Nachkommenschaft der Versuchspflanzen wird später zusammenhängend besprochen werden.

Zu allen Bestrahlungen wurde ein dem Kultusministerium entliehenes Präparat, K. P. K. M., Nr. 22 verwendet. Dasselbe enthält 30,2 mgr Radium-Baryum-Sulfat, eingeschlossen in ein Glasröhrchen, das in eine 0,1 mm starke Platin-Kapsel gebettet ist. Durch die Glas-, Platin-Umhüllung werden die  $\alpha$ -Strahlen ganz absorbiert. Es sind die

$\gamma$ -Strahlen, die in weitaus größter Menge durchdringen. Doch ist auch noch ein geringes Durchdringungsvermögen (unter 1%) für  $\beta$ -Strahlen möglich, und dieses darf bei einer Frage nach der Wirksamkeit vielleicht um so weniger unberücksichtigt bleiben, als es sich bei den Versuchsanordnungen immer um eine Nahewirkung gehandelt hat.

Versuchsobjekt war eine von Baur seit 1913 kultivierte *Antirrhinum*-Sippe, dunkelfleischfarbig auf elfenbein *Delila*, die ich in den Samen zweier Geschwisterpflanzen 169 und 170 übernahm. Sie hat nach Baur die Formel: A A B B c c d d E E F F g g J J L L m m P P R R S S v v X X u u. Sie zeichnet sich durch besonders aufrechten, gesunden und gleichmäßigen Wuchs, gleichmäßige Blattform, eine große Einheitlichkeit des Blütenstandes und gesunde Fortpflanzungsfähigkeit aus und weist keinerlei Inzuchtsschwächungen auf.

Die Vegetationspunktsbestrahlungen wurden in der Dunkelkammer des Photographirraumes vorgenommen und zwar in der Weise, daß mit Hilfe von kleinen Klammern und Stativen das Radium-Röhrchen möglichst dicht auf den Vegetationspunkt geschoben wurde. Das Ergebnis bei solchen Experimenten wird immer bis zu einer gewissen Grenze dem Zufall preisgegeben sein, und bei den eben zu behandelnden gilt das in besonders hohem Maße, denn schon allein die Schicht junger Blättchen, die das Embryonalgewebe von dem Röhrchen trennt, kann wesentlich verschieden dick sein. Auch treten bei langer Bestrahlung des Vegetationspunktes durch das Wachstum der Pflanze Verschiebungen in der Lagerung des Röhrchens ein. Das oben Gesagte gilt zum Teil auch für weiterhin beschriebene Samenbestrahlungen. Es wird wohl praktisch niemals möglich sein, eine Anzahl kleiner Samen so exakt unter den gleichen Bedingungen genau in die gleiche Lage den wirksamen Strahlen gegenüber zu bringen, daß notwendigerweise durch eine bestimmte Bestrahlungsdauer bestimmte Veränderungen im Organismus daraus entstehen.

Bei einigen Vorversuchen mit Pflanzen in Höhe von 23—31 cm wurde zunächst die Bestrahlungsdauer in geometrischen Progressionen von 5 Minuten ab aufwärts gewählt. Bestrahlung von 5 und 10 Minuten hatte keinen sichtbaren Einfluß. Bei Bestrahlungen von 20 Minuten bis zu 2 Stunden 40 Minuten fand ein kräftiges, aber sonst normales Wachstum nach augenblicklicher Hemmung statt. Die so behandelten Pflanzen, es waren deren vier, waren anfänglich nicht mehr zu geschlossener Blütenstandbildung befähigt. Es entstanden in allen Fällen zunächst Einzelblüten und in der Folge vielfach Blättchen

an Stelle der anderen Blüten. Bei allen fehlte den ersterschiedenen Blüten in ganz auffälliger Weise der Pollen. Es ist dieses eine Erscheinungskombination, wie sie bei einigen aus Samenbestrahlungen hervorgegangenen Pflanzen auch wieder vorkommt (siehe S. 12). — Später-



Fig. 1. Neben einer Normalpflanze drei Individuen, deren Vegetationspunkt durch Bestrahlung vollständig gehemmt ist.

hin glichen sich bei den vorgenannten Pflanzen diese Anomalien wieder aus, und ihre Haupttriebe gelangten alle noch zu normaler Blütenstandbildung und Fruktifikation.

Bei Bestrahlungen von 5 Stunden 20 Minuten ab trat ein endgültiger Wachstumsstillstand des Vegetationspunktes ein. Bei den so „gehemmten“ Individuen wie sie auf Fig. 1 sichtbar sind, fand außer

einer Streckung keine Verlängerung des Haupttriebes mehr statt. (Streckungen und Wachstum wurden stets durch Messungen mit Hilfe von Tuscheteilstrichen kontrolliert). Die Blätter wurden prall und steif von der Ansammlung der Nährstoffe, bis ein plötzliches Hervor-

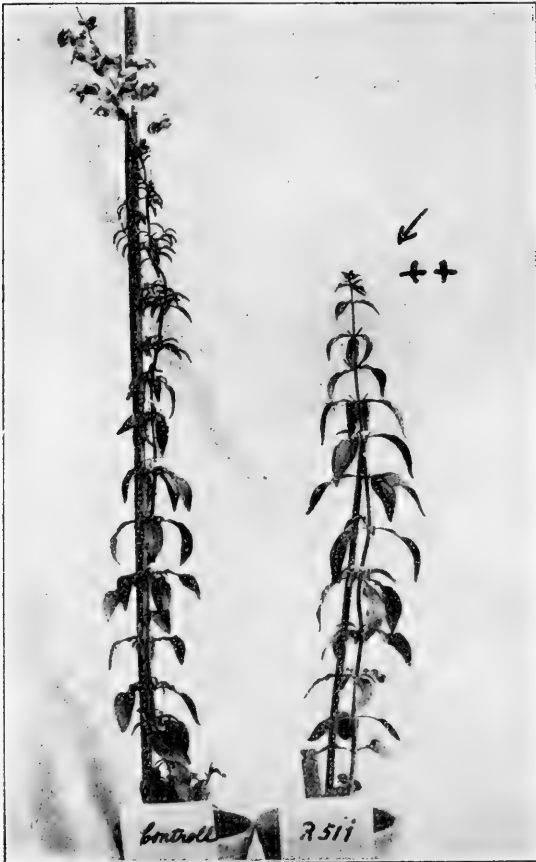


Fig. 2. Die Pflanze entwickelte nach der Bestrahlung des Vegetationspunktes als Abschluß desselben eine Blattrosette ++.

brechen zahlreicher Nebentriebe diesen wieder Abfluß schaffte. Fig. 2 zeigt neben dem Kontrollindividuum eine Pflanze, die nach 85stündiger Bestrahlung in 44 cm Höhe als Abschluß des Hauptsprosses eine regelmäßige, steife Blattrosette entwickelte. — Alle diese gehemmten Pflanzen blühten und fruktifizierten im nächsten Jahr an mächtigen Nebentrieben bis zu fast 2 m Höhe.

Eine zweite Serie von Vegetationspunktsbestrahlungen wurde an etwas jüngeren Pflanzen in Höhe von 13—16 cm und in Dauer von 2, 4, 6, 8 usw. bis 24 Stunden, außerdem 48 und 72 Stunden vorgenommen. Es traten hier teilweise neue Erscheinungen auf, die an Hand der Figuren 3 und 4 ohne weiteres deutlich sind. Nach einer

Stauchung der Achse, an den gedrängten Internodien kenntlich, wuchs der Haupttrieb schnell hervor, entwickelte aber an teilweise gestreckten Internodien ganz schmale Blätter, die z. Teil hellgrün gefärbt waren (Fig. 3b). Sowohl der Schmalblättrigkeit als auch der helleren Blattfarbe werden wir weiter unten bei den Samenbestrahlungen wieder

begegnen. Fünf Pflanzen entwickelten schmale Blätter. Die andern zeigten die eine oder andere der in der ersten Versuchsserie schon beschriebenen Erscheinungen.

Alle Mühe, das schmalblättrige Stadium der Pflanze zur Weiterentwicklung zu bringen, war vergeblich. In jedem Fall bildete der



a

b

Fig. 3.

Entwicklung schmäler Blätter nach Vegetationspunktbestrahlung. Bei R. v. 335 a haben sich oben bereits wieder normalbreite Blätter entwickelt.



Fig. 4.

Sproß, wie aus Fig. 3a ersichtlich, weiter oben wieder normalgeformte Blätter aus, die späterhin auch wieder normalgrün wurden. Im Verlauf des Wachstums wurde das beeinflusste Gewebe von dem normalen wieder verdrängt. Normale Blätter entwickelten sich auch dann, wenn durch

Köpfen des Haupttriebes die Bildung von Nebentrieben aus der schmalblättrigen Zone erzwungen wurde. Eine einzige Pflanze, die die Radiomorphose dauernd beizubehalten schien, fiel den traurigen Überwinterungsverhältnissen des Institutes zum Opfer.

Anschließend an die erste Reihe der Vegetationspunktbestrahlungen wurden bei Pflanzen, die in der Entwicklung schon weiter fortgeschritten waren, Knospenbestrahlungen versucht, und zwar so, daß das Röhrchen in bestimmter Weise in die unentwickelte Blüte hineingeführt wurde. Es ist dieses eine Versuchsanordnung, deren Ergebnis dem Zufall so weitgehend anheimgegeben ist, daß es nach dem darüber früher Gesagten keines Wortes mehr bedarf. In der damals noch tastenden Versuchsanstellung wurden Knospen in je 3 Größenordnungen von 10, 20 Minuten ab in geometrischer Progression aufwärts bis zu  $42^{\circ} 20'$  bestrahlt. Schon allein wegen der Unmöglichkeit einer nachherigen Feststellung, ob Pollen oder Samenanlage beeinflußt sind, ist dieser Weg unzweckmäßig, und es würde darüber garnicht berichtet werden, wenn sich nicht aus diesen Bestrahlungen doch einzelne merkwürdige Pflanzen entwickelt hätten. Sie entstanden sowohl aus der Frucht geselbsteter, im Knospenstadium bestrahlter Blüten, als auch aus Kreuzungen, die mit dem so bestrahlten Pollen gemacht wurden und stimmen äußerlich mit gewissen, später aus Samenbestrahlung hervorgegangenen Typen überein. Einige von ihnen sollen nachher erwähnt werden. Alles Nähere aber muß im Raum der vorläufigen Mitteilung unterbleiben.

Eine Möglichkeit, den gesamten Komplex der Pflanze der Bestrahlung auszusetzen, und zugleich für meine Fragestellung, nämlich die Auslösung von Mutationen, umfangreicheres Material zu gewinnen, schien mir in einer Bestrahlung von Samen zu liegen.

Kleine Wachsbehälter, der Form des Röhrchens angeschmolzen, wurden mit je 40 Stück vorgequollener Samen belegt, die nach der Bestrahlung sofort zur Aussaat gelangten. Ohne Rücksicht auf Licht oder Dunkelheit fanden die Bestrahlungen teils tags, teils nachts statt.

Folgende Bestrahlungen wurden ausgeführt:

1918. Versuchsreihe 1. Quellung 24 Stunden, Bestrahlung: 10, 20, 30, 45 Min.,  $1\frac{1}{2}$ , 3, 6, 12, 24, 48 Stunden.

Versuchsreihe 2. Quellung 48 Stunden, Bestrahlung: 1, 3, 6, 12, 20, 24, 30, 36, 42, 48, 52 Stunden.



## 1919. Versuchsreihe 3. Quellung 24 Stunden.

12 Bestrahlungen zu je 12 Stunden

6	"	"	"	6	"
3	"	"	"	3	"

Aus später näher auszuführenden Tabellen über verschiedene, in den Jugendstadien beobachtete Erscheinungen sei hier folgendes vor-  
ausgeschickt:

1. Nach Bestrahlung von 45 Minuten keimten sämtliche Samen. Oberhalb dieser Grenze war der Prozentsatz der Keimung ein mit der Dauer der Bestrahlung abnehmender.
2. Von Bestrahlung von  $1\frac{1}{2}$  Stunden ab zeigte der größte Teil der Kotyledonen ein stark pathologisches Aussehen: Kleinheit Weißfleckigkeit und Schrumpfligkeit.
3. Bei noch höherer Bestrahlungsdauer trat eine zunehmende Langsamkeit bzw. Unfähigkeit der Kotyledonenentfaltung und dadurch eine große Sterblichkeit der Keimlinge ein.
4. Eine weitere Ursache für das Zugrundegehen vieler Keimlinge war ein Ausbleiben der Vegetationspunktsentwicklung auch dann, wenn Keimblätter vorhanden waren. In manchen Fällen fand allerdings eine Adventivsproßbildung aus dem Hypokotyl statt, die zur Entwicklung normaler Pflanzen führte.

Ein wesentlich verlangsamtes Wachstum der Pflanzen war sehr häufig. Es sei dazu im voraus gesagt, daß stark beeinflusste Pflanzen, wenn überhaupt im ersten Jahr, nicht vor Oktober zur Blüte kamen, während die normale Blütezeit der anderen im Haus gehaltenen Topfpflanzen im Juli liegt.

Der sich entwickelnde Hauptsproß zeigte ebenfalls vielfach Abweichungen, die sich nachträglich oft wieder ausglich: Kleinheit und Schrumpfligkeit der ersten Blätter und vor allem ihre häufige hellgrüne Färbung. Normalgrüne Färbung trat an solchen Blättern ganz charakteristisch in kleinen Längsstreifen und Flecken, zuweilen in schwachen Sektoren auf. Eine ähnliche Helligkeit der Blätter wurde schon bei den Vegetationspunktbestrahlungen hervorgehoben (verg. S. 4 unten)

Eine große Anzahl von Pflanzen zeigte außer der Kotyledonenschädigung keinerlei Abweichung mehr, ihre Entwicklung vollzog sich äußerlich ganz normal. Von solchen, 1919 bestrahlten Pflanzen wurden späterhin im Freiland je 10 aus 3-, 6- und 12-stündiger Bestrahlung ge-  
beutelt und geselbstet. Es ist eine auffallende Erscheinung, daß selbst diese normalgebildeten Pflanzen sehr oft steril sind. Die Häufigkeit

der Sterilität soll später, zusammen mit derselben Erscheinung an den veränderten Pflanzen noch belegt werden.

Außer all den eben angedeuteten Abweichungen jugendlicher Stadien kamen schärfer umschriebene Formen zutage, die sich zu ganz ungeheuer veränderten Typen entwickelten. Daß die Entstehung derselben auf die Radiumbestrahlung zurückzuführen ist, unterliegt keinem Zweifel. Von der unbehandelten Normalsippe wurde in jedem Jahr ein reiches Kontroll-Material gezogen. Typen, wie die dieser „Radium-Pflanzen“, sind darin niemals aufgetreten, während aus bestrahltem Samen dieselben charakteristischen Formen in mehrfachen Exemplaren und auch Wiederholungen, selbst bei verschiedener Bestrahlungsdauer zustande kamen.

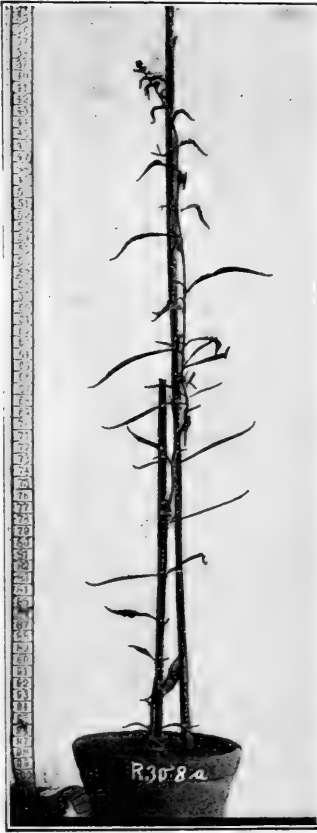


Fig. 5. Schmalblättrige Hörnchenpflanze (R 308 a) im jugendlichen Stadium. Die „Hörnchen“ traten erst später auf.

zurückschlagen, die in manchen Fällen sich lediglich durch beibehaltene Sterilität von dieser unterscheiden.

Die wichtigsten Radiomorphosen dieser Reihe sind:

1. **Schmalblättrige Hörnchenpflanzen:** Solche Löwenmäulchen entstanden dreimal. Zuerst 1918 nach 12stündiger Bestrahlung (R 308 a)

und 1919 in 2 Individuen nach 6stündiger Bestrahlung (789c I u. 789c II). Die Pflanzen (vergl. Fig. 5) haben schmallanzettliche, später auch wohl kurz-schmale, manchmal eingerollte Blätter, die durch eine mehr oder weniger ausgebildete, hornartige Fortsetzung der Mittelrippe (Fig. 6) ein eigen-tümliches Aussehen bekommen. Der Habitus weicht durch größere Zahl der Nebentriebe von der Stammsippe ab. Das Wachstum ist durchaus



Fig. 6. Blätter mit Hörnchenbildungen (R 308a).

üppig. Die Blüten, die in ziemlicher Menge erscheinen, sind sehr klein und sehr blaß, im übrigen aber in Form und Farbe etwas variabel (Fig. 7). Bei 308a und 789c II ist der ganze Klon, auch in Kreuzungen, bisher hartnäckig steril. 789c I ergab 1920 aus 2 Früchten 6 Nachkommen, die wie auch die daraus gezogene  $F_2$  der normalen Stammform glichen.

**2. Schmalblättrige Typen:** Die Blätter sind nicht so lanzettlich wie bei 1, wohl aber der Normalform gegenüber stark verschmälert. Der Charakter ist in den verschiedenen hier zusammengefaßten Individuen

nicht ganz einheitlich. Die Blüten haben meist gestreckte Form, sind aber in einem Fall bedeutend heller, im anderen wesentlich dunkler als normal. Einzelbeschreibungen würden hier und bei 3 zu weit führen.



Fig. 7. Normalblüten (groß) neben denen einer schmalblättrigen Hörnchenpflanze.

Aus einer der auf Seite 6 genannten Knospenbestrahlungen ging unter 27 normalen Nachkömmlingen eine Pflanze (R 40' 616b) hervor, die dem dunkelblütigen Schmalblatttypus auffallend entspricht.

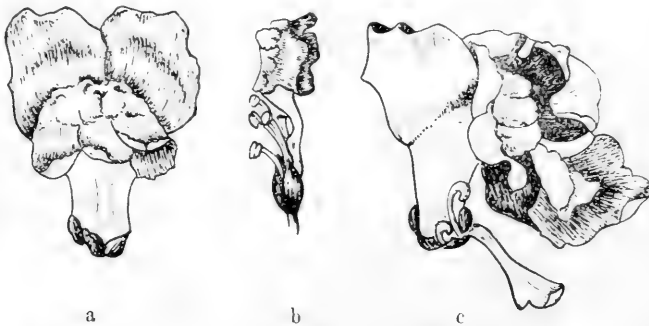


Fig. 8. a Normalblüte. b und c Blüten einer farb- und formdefekten Pflanze.

**3. Farb- und formdefekte Pflanzen:** Sie traten in einer ganzen Reihe von Exemplaren auf und zeichnen sich aus durch Variabilität in Blatt- und Blütenform, die bei einzelnen Individuen im ersten Jahr durch

unregelmäßige Schlitzungen und Verwachsungen der Blüten oder auch Fehlen sowie Metamorphose von Blütenteilen bis ins Groteske ging<sup>1)</sup>. Fig. 8 zeigt neben einer normalen Blüte a zwei Blüten einer solchen Pflanze, die gleichzeitig im ersten Jahr erschienen. b entwickelte alle Staubblätter, aber nur ein einziges Kronblatt. Bei c sind bis auf ein

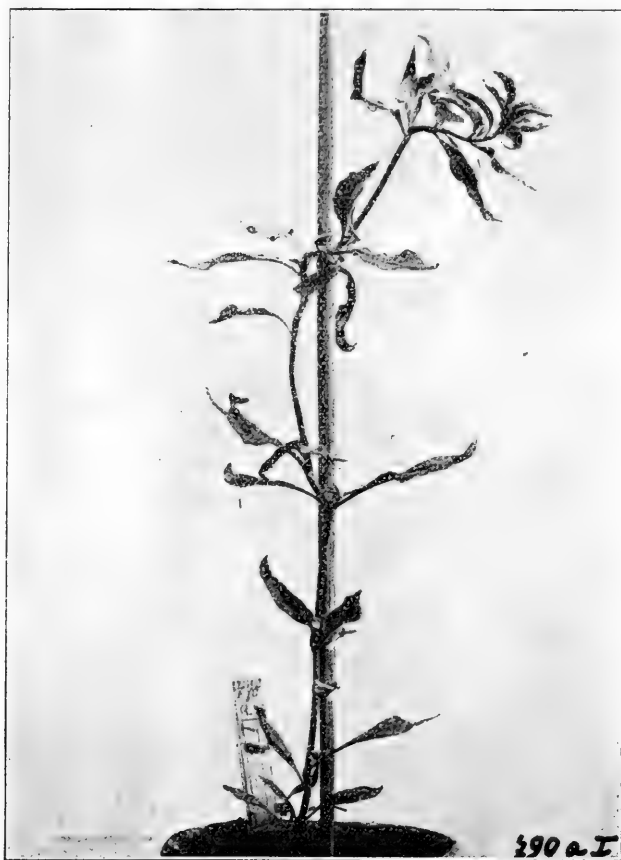


Fig. 9. Farb- und formdefekte Pflanze in jungem Stadium.

nicht sichtbares alle Staubblätter petaloid entwickelt. Die Blüten der heutigen Stecklingsnachkommen sind weniger extrem, die Blätter aber

<sup>1)</sup> Blattdeformationen und auch Gelbgrünfärbung von Blättern durch Einfluß von Radium-Emanation sind in der Literatur schon bekannt. Die Literatur soll später im Zusammenhang berücksichtigt werden.

auch jetzt oft nur einseitig bis zur Mittelrippe ausgebildet. Der Rand ist meist unregelmäßig, Drehungen und Faltungen sind häufig. Fig. 9 zeigt eine junge Pflanze, der auch die heutigen Stecklingsnachkommen noch entsprechen. Ungemein charakteristisch ist die Hellstreifigkeit und Fleckigkeit der immer etwas schrumpfligen Blätter, die auf Fig. 10 ersichtlich ist. Die Blüten sind meistens steril und normalgeformt bis



Fig. 10. Schrumpflichkeit und Hellstreifigkeit der Blätter an junger Pflanze.

auf unregelmäßige Ränder und krause Petalen, ihre Farbe ist blasser als normal. Sie treten nicht in geschlossenen Blütenständen, sondern in der Regel einzeln und von Blättchen unterbrochen auf, wie das schon bei Vegetationspunktbestrahlungen beobachtet wurde. (Siehe Fig. 11 und 12 und Seite 2 unten.) Vegetative Rückschläge sind aufgetreten.

**Zwergformen** (Fig. 13) traten in zwei Exemplaren aus derselben Bestrahlung auf, von denen eines früh zugrunde ging, das andere in Stecklingen noch lebt. Es sind kleine Pflänzchen, 6—8 cm hoch, mit

kleinen Blättchen und engen Internodien, ohne Blütenbildung und ohne Rückschläge zur Normalform.

Eine etwas andere blütenlose Zwergform, ein ebenfalls konstanter Klon ging aus der Bestäubung einer anderen Antirrhinum-Sippe mit



Fig. 11. Normalblütenstand.



Fig. 12. Blüten in nicht geschlossenem Blütenstand bei farb- und formdefekter Pflanze. (790 a V) Steckling von Herbst 1920.

bestrahltem Pollen unserer Sippe hervor. Vergl. Seite 6, Knospenbestrahlungen.

Es sind endlich hier noch Pflanzen zu nennen, die ein ganz verschrumpeltes, chimärenhaftes Aussehen besaßen, sich merkwürdigerweise noch bis zu einer gewissen Höhe entwickelten und dann abstarben (Fig. 14).

An diesem Bilde ist noch eine Erscheinung zu beobachten, die zuletzt der Erwähnung bedarf. Es kann nämlich das Sichtbarwerden der Radium-Abnormitäten im Lauf der Entwicklung einer Pflanze nicht nur rückschlägig sondern auch progressiv sein. Es ist deutlich zu sehen, daß die Pflanze unten zuerst eine normale Blattspreite und ein zur Hälfte ausgebildetes Normalblatt entwickelte, und daß erst dann das stark deformierte Gewebe das normale ganz zurückdrängte. Ein entsprechender Fall ist auf Fig. 15 zu sehen, wo eine aus Samenbestrahlung hervorgegangene Pflanze zuerst Blätter normaler Breite und dann

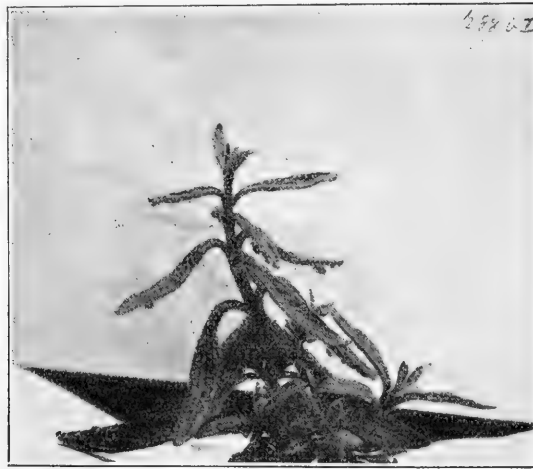


Fig. 13. Zwergpflanze 788 b I. Etwas vergrößert!

plötzlich aus unbekannten Ursachen, schmale Blätter am Haupttrieb entwickelte, ohne später wieder in ein breitblättriges Stadium zu kommen. Eine andere, 1919 samenbestrahlte Pflanze wurde als „normal“ ins Freiland gepflanzt und vier Monate nach der Aussaat wieder eingetopft, weil sich an neuentwickelten Blättern die hellgrüne Färbung bemerkbar machte, die an den jungen Radiumpflanzen so häufig ist. (Siehe S. 7). 1920 sah die Pflanze aber wieder ganz normal aus, und erst Juli 1921 setzten sich alle fünf zur Zeit vorhandenen Triebe plötzlich wieder hellgrünblättrig fort. Die jungen Blätter zeigen die für Radiumpflanzen ganz charakteristischen, normalgrünen Streifen und Flecken und zugleich einige Form-Abnormitäten wie Halbblattbildung und unregelmäßige Ränder.



Sowohl manches im Äußeren dieser „Radiumpflanzen“ als auch ihr Verhalten läßt darauf schließen, daß es sich hier um irgendwie chimärenhafte Bildungen handelt, bei denen gewisse Gewebeschichten durch die Radiumbestrahlung verändert sind. Die sich jetzt anschließenden Fragen über den Charakter und die inneren Ursachen

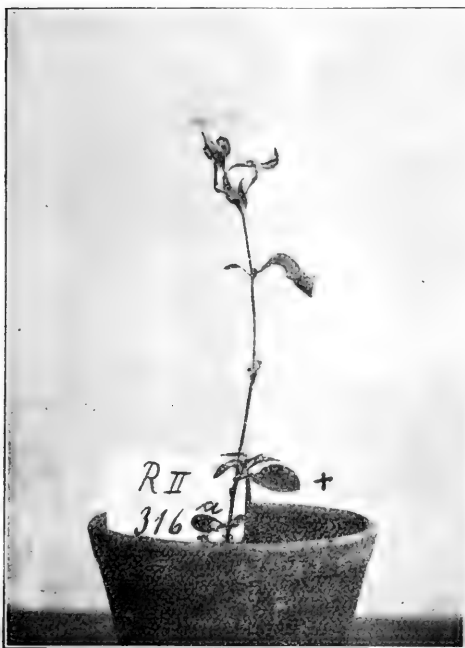


Fig. 14. Chimären-Typus. Unten ein zur Hälfte ausgebildetes Normalblatt und eine normale Blattspreite.



Fig. 15.

der Erscheinungen sollen heute noch nicht zur Erörterung gelangen, da eine Beantwortung doch nur durch die im Gang befindliche cytologisch-anatomische Untersuchung begründet werden kann. — Die Radiumversuche, die auch schon mit anderem Material ausgeführt sind, werden fortgesetzt und noch in anderer Weise ausgebaut.

Potsdam, Institut für Vererbungsforschung, 20. August 1921.

# Über die Entstehung erblicher Eigenschaften durch cytoplasmatische Induktion.

Von E. Toenniessen, Erlangen.

(Eingegangen am 22. August 1921.)

Erbliche Eigenschaften können bekanntlich nur dadurch entstehen, daß sich das Keimplasma verändert. Zur Bezeichnung dieser erblichen Variationen hat sich in Anknüpfung an de Vries der Name *Mutation* allgemein eingebürgert. Auf welche Weise aber die Mutationen und zwar besonders die den phylogenetischen Fortschritt bringenden Mutationen entstehen, darüber gehen die Meinungen noch stark auseinander. Man kann sich m. E. folgende drei Möglichkeiten für die Veränderung des Keimplasmas vorstellen:

1. Die spontane, endogene Veränderung eines Erbfaktors aus unbekannten, im Keimplasma selbst gelegenen Gründen. Diese Blastovariation zeigt sich in dem plötzlichen Auftreten einer neuen, erblichen Eigenschaft. Aber der Bereich der spontanen Mutationen ist doch ein recht beschränkter, wie neuerdings auch Goldschmidt betont. Sie erstrecken sich auf einige wenige Eigenschaften wie „Albinismus und Melanismus bei Tieren, zerschlissene Blätter, Blattfarbe, gefüllte Blüten bei Pflanzen“ — oder sie haben direkt den Charakter des Pathologischen an sich, wie z. B. „Dackelbeinigkeit, Kurzsteißigkeit, Polydaktylie, Riesen- und Zwergwuchs“ — so daß schon Darwin das Pathologische als das Charakteristikum der „sports“ ansah. Auch die Entstehung pathologischer Erbfaktoren des Menschen dürfte auf solche spontane Keimplasmaänderungen zurückzuführen sein, wie Nägeli im Hinblick auf die Hämophilie hervorhebt.

2. Die exogene Mutation durch Einwirkung eines äußeren Reizes unmittelbar auf das Keimplasma selbst. Daß eine solche Beeinflussung

stattfinden kann, ist durch Temperaturexperimente an Insekten (Studien an Schmetterlingen von E. Fischer und Standfuß, am Coloradokäfer von Tower) erwiesen. Es handelt sich dabei aber wahrscheinlich nicht um die Entstehung neuer Erbfaktoren oder den Verlust schon vorhandener Erbfaktoren, sondern um einen Valenzwechsel, indem gewisse Gene latent oder rezessiv gemacht werden. Dieser Auffassung Plates (Selektionsprinzip S. 467) möchte ich mich anschließen.

3. Die Veränderung des Keimplasmas durch einen äußeren Reiz auf dem Umwege über das Soma.

Man hat bisher zur Erklärung der Phylogenese angenommen, daß ein äußerer Reiz zunächst das Soma verändern kann und daß hierbei Beziehungen zwischen Reiz und Reizeffekt (für unser subjektives Urteil oft im Sinne einer Anpassung) bestehen. So wäre z. B. die phylogenetische Entstehung des Auges ohne eine Reaktions- und Differenzierungsfähigkeit bestimmter Somazellen auf Lichtstrahlen oder die Form und Struktur der Knochen ohne die Annahme einer adäquaten Reaktion auf den Reiz der Belastung undenkbar. Die Veränderung des Somas ist zunächst exogen bewirkt, tritt aber bei der Ontogenese späterer Generationen ohne Fortdauer des Reizes auf, muß also erblich fixiert worden sein.

Die Übertragung einer somatischen Veränderung auf das Keimplasma hat man somatische Induktion genannt. Der experimentelle Nachweis einer somatischen Induktion ist trotz der Fülle hierauf verwendeter Arbeit bisher nicht einwandfrei erbracht worden. Das Mißlingen der bisherigen Versuche, eine Vererbung vom Soma erworbener Eigenschaften experimentell nachzuweisen, erklärte man sich bisher durch die Schwierigkeiten, welche einer Übertragung somatischer Veränderungen auf das Keimplasma der Geschlechtszellen entgegenstehen. M. E. liegt aber das Zentrum des Problems in einem anderen Punkt. Nach W. Roux müssen wir annehmen, daß die Zellen des Somas neben dem Cytoplasma auch Keimplasma enthalten; die Zellen der niederen Tiere sogar mit Sicherheit Vollkeimplasma, wie aus der Bildung der Keimdrüsen von differenzierten Somazellen beim Bandwurm (Child) und bei Amphibien (Kuschokewitsch) hervorgeht; die Somazellen der höheren Tiere enthalten vielleicht nur Partialkeimplasma, da sie nur ein beschränktes Regenerationsvermögen besitzen. Doch ist es wahrscheinlicher, daß bei der Ontogenese das Keimplasma erbgleich weitergegeben wird, während das Cytoplasma der Eizelle ungleich vererbt wird und so die Differenzierung der Organe bewirkt. (C. Herbst,

Entwicklungsmechanik und Entwicklungsphysiologie, Handwörterbuch der Naturwissenschaften, III. Bd., S. 584).

Das Cytoplasma der Somazellen besitzt nun die bekannte Reaktionsfähigkeit auf äußere Reize, welche in den Somavariationen zum Ausdruck kommt. Gleichzeitig wird es aber von inneren Reizen beeinflusst, nämlich vom somatischen Keimplasma. Dieses beherrscht die Art und die Grenzen der Reaktionsfähigkeit des Cytoplasmas, die sogenannte Variationsbreite. Wir stellen uns das Keimplasma nach Plate und Goldschmidt am besten als einen Komplex von Reizquellen vor, welche das Cytoplasma zu den erbten artspezifischen Leistungen anregen, etwa nach Art der Fermente; das Cytoplasma ist also gewissermaßen ausführendes Organ, welches sowohl auf die Reize der Umwelt, als auch auf die inneren, vom Keimplasma ausgehenden Reize anspricht. Was geschieht nun, wenn ein äußerer Reiz das Soma trifft und ein Artmerkmal gegenüber dem Idealtypus d. i. dem erbten Mittelwert verändert? Bei dieser Veränderung wird höchstwahrscheinlich nur das Cytoplasma der variierenden Zellen betroffen, denn man beobachtet, daß diese Somavariationen bei Fortfall des Variationsreizes wieder verschwinden und zwar oft schon beim gleichen Individuum, von dem sie erworben waren (z. B. Aktivitätshypertrophie von Muskeln, Hautpigmentationen durch Wärme, Besonnung u. a.). Es liegt also nur eine Reaktion des Cytoplasmas auf äußere Reize vor, welche sich in der erbten Variationsbreite abspielt. Für die Entstehung einer neuen vererbaren Eigenschaft ist es aber nötig, daß die ererbte Variationsbreite des betreffenden Artmerkmals überschritten wird. Falls dies überhaupt durch einen äußeren Reiz möglich ist, muß das Cytoplasma durch den Reiz so stark verändert werden, daß der somatische Erbfaktor dabei nicht unverändert bestehen bleiben kann und eine Veränderung erleidet. Diese Annahme liegt nahe, wenn man sich die Erbfaktoren als Reize fermentartiger Natur vorstellt und also annimmt, daß Erbfaktor und Cytoplasma wie Schlüssel und Schloß zueinander passen (um E. Fischers Vergleich zur Fermentwirkung zu gebrauchen). Auf diese Weise könnte durch Vermittlung des Cytoplasmas ein äußerer Reiz in einen inneren Reiz, d. h. in einen Erbfaktor verwandelt werden. Roux hat die Notwendigkeit dieses Vorgangs bei der Vererbung somatogener Variationen bereits rein theoretisch erörtert und den Vorgang selbst blastoide Metamorphose genannt, wobei er aber den Ort dieser Reizumwandlung in das generative Keimplasma verlegte. Ich bin jedoch der Ansicht, daß zunächst das somatische Keimplasma verändert werden muß, und möchte diese Ver-

änderung des somatischen Keimplasmas durch Einwirkung des Cytoplasmas als cytoplasmatische Induktion bezeichnen. Damit sie zustande kommt, muß natürlich das Cytoplasma die Fähigkeit haben, auf den Reiz in einer Weise zu reagieren, welche die ererbte Variationsbreite überschreitet, und das somatische Keimplasma muß instande sein, sich der Veränderung des Cytoplasmas anzupassen; der Reiz muß also eine noch nicht abgeschlossene Differenzierungsfähigkeit des Cytoplasmas und des somatischen Keimplasmas treffen. In dem Vorgang der cytoplasmatischen Induktion liegt m. E. das staunenswerteste Rätsel der Pylogenese. Wesentlich leichter zu verstehen ist es, daß das somatische Keimplasma die eigene Veränderung auf irgend einem Wege auf das generative Keimplasma überträgt; denn das Keimplasma ist ein über den ganzen Körper verbreitetes, durch viele Brücken zusammenhängendes Organsystem. Nachdem der Begriff der cytoplasmatischen Induktion theoretisch definiert ist, möchte ich jetzt auseinandersetzen, durch welche experimentelle Beobachtung dieser Begriff entstanden ist.

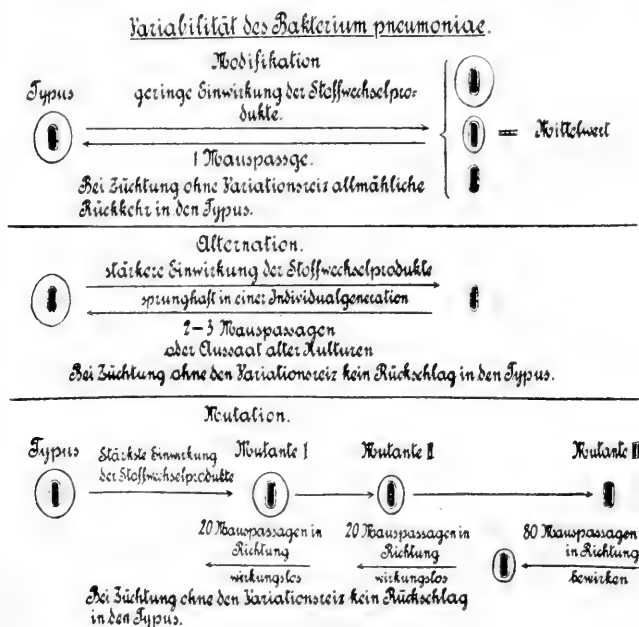
Meine Untersuchungen fanden statt an einer Bakterienart, nämlich dem Bakterium pneumoniae. Es ist selbstverständlich, daß die einzelligen Lebewesen nicht dazu herangezogen werden können, das Problem der somatischen Induktion in seiner bisherigen Fassung zu erforschen: denn die Bakterien sind nicht in Soma und Keimbahn differenziert. Aber selbst bei einem Metazoon könnten wir im Falle einer eingetretenen somatischen Induktion nicht entscheiden, ob hier der exogene Reiz primär das Cytoplasma oder das somatische Keimplasma der Somazellen verändert hat, ob also das generative Keimplasma durch Vermittlung des Cytoplasmas oder des Keimplasmas der veränderten Somazellen beeinflußt worden ist. Wohl aber können wir bei einzelligen Lebewesen sicher unterscheiden, ob eine Variation nur auf einer Änderung des Cytoplasmas beruht — sie zeigt dann keine bzw. keine echte Erblichkeit — oder ob sie auf Änderung des Keimplasmas beruht, dann ist sie erblich. Und insbesondere läßt sich entscheiden, ob bei einer erblichen Variation die Veränderung des Cytoplasmas der Veränderung des Keimplasmas vorausgeht. Das Problem der cytoplasmatischen Induktion ist also bei Protisten sehr wohl angreifbar, wahrscheinlich sogar besser als bei Metazoen. An der Hand folgender Tafel (S. 21), welche einen Überblick über die Variabilität des Bakterium pneumoniae gibt, möchte ich jetzt die experimentellen Befunde erörtern. Der normale Phänotypus besteht aus dem Ento- und Ektoplasma, welche lebenswichtige Bestandteile des Bakteriums sind, und der breiten

Gallerthülle, welche ein Sekretionsprodukt ist und aus einem Galaktan besteht. Die Breite dieser Hülle und die damit parallel gehende Tierpathogenität ist die auf Variabilität untersuchte Eigenschaft. Der Variationsreiz bestand in der Anhäufung der Stoffwechselprodukte. Er wirkte hemmend auf die Galaktanbildung ein. Durch Übertragung der Kulturen in verschiedenen langen Zwischenräumen ließ er sich beliebig abstufen. Dem Variationsreiz entgegen wirkten Tierpassagen (Maus), welche die Varianten mehr oder weniger rasch in den normalen Typus zurückverwandelten. Die einzelnen Variationsformen (vergl. Centralbl. f. Bakt. Abt. I. Orig. Bd. 86) waren folgende:

1. Die Modifikation. Durch gelinde Einwirkung des Variationsreizes geht die Galaktanbildung im Laufe mehrerer Kulturgenerationen immer mehr zurück bis zum völligen Verschwinden bei den extrem modifizierten Individuen, die übrigen Individuen der Massenkulturen zeigen alle Übergänge zwischen normalem Phänotypus und extremer Modifikation. Durch Tierpassagen stellt sich die Galaktanbildung sofort, bei künstlicher Kultivierung ohne den Variationsreiz bei einzelnen Individuen sofort, bei anderen langsamer wieder in normalem Umfang ein. Die Modifikation beruht auf einer Hemmung der galaktanbildenden Teile des Cytoplasmas, welche bei Wegfall des Variationsreizes bei einem Teil der Nachkommen sofort, bei einem anderen Teil langsamer (pseudohereditäre Nachwirkung durch Proliferation des modifizierten Cytoplasmas) ihren normalen Funktionsgrad wieder erreichen, durch den konträr wirkenden Reiz sofort in den normalen Phänotypus zurückverwandelt werden. Das Keimplasma ist also unverändert geblieben.

2. Die Alternation. Durch stärkere Einwirkung des Variationsreizes geht die Galaktanbildung bei einem geringen Teil der Individuen einer Massenkultur plötzlich ganz verloren. Zugleich wird auch das Ektoplasma und Entoplasma stark reduziert, so daß die alternierte Form von allen Varianten die stärkste Abweichung vom Typus zeigt. Diese Veränderung vollzieht sich ohne Übergangsstadium im Laufe einer einzigen Individualgeneration, also sprunghaft. Sie ist bei Wegfall des Variationsreizes, nämlich bei der üblichen Art der Übertragung in kurzfristigen Zwischenräumen erblich, schlägt aber durch 2—3 Tierpassagen (also schwerer wie die Modifikation) und auch durch Aussaat alter Kulturen (hierbei nur bei einem Teil der Nachkommen) wieder in den Typus zurück, und zwar ebenso sprunghaft wie sie entstanden war. Man wird durch dieses plötzliche Verschwinden und Wiederauftreten einer Eigenschaft an die Erscheinungen der DR  $\times$  DR-Kreuzung der

Metazoen erinnert: da aber bei Bakterien Amphimixis nicht vorkommt, muß man die Alternation wohl auf einen Valenzwechsel von Erbfaktoren zurückführen, und zwar auf einen Valenzwechsel biologisch zusammenhängender Radikale. Bei der regressiven Alternation werden aktive Faktoren inaktiv (latent), beim Rückschlag d. h. der progressiven Alternation werden latente Faktoren wieder aktiv. Das Sprunghafte der Alternation ist nur dadurch zu erklären, daß gleichzeitig das Cytoplasma und das Keimplasma verändert wird. Das Charakteristische dieser Variation ist



der oft große, stets sprunghaft auftretende Unterschied zwischen Variante und Typus (da ein mehr oder weniger großer Komplex von Faktoren betroffen ist) und die Fähigkeit der Variante zum Rückschlag. Da der Phänotypus und ebenso auch der Genotypus zwischen zwei verschiedenen Zuständen abwechselt, habe ich für diese Variationsform den Namen Alternation (alternare = abwechseln zwischen zwei Möglichkeiten) gewählt.

Zur Alternation gehören die in den letzten Jahren sehr zahlreich beobachteten sogen. Bakterienmutationen d. h. meist bei Aussaat alternder Kulturen gefundener, sprunghaft in Erscheinung tretender Variationen mit stets erhaltener Fähigkeit zum Rückschlag.

3. Die Mutation. Durch stärkste Einwirkung des Variationsreizes entstehen mehrere Mutanten, die sich immer nur in sehr spärlicher Zahl in den Massenkulturen finden. Nach dem Grade ihrer Abweichung bilden sie eine kontinuierliche Reihe. Drei Grade der Mutation waren leicht gegeneinander zu unterscheiden. Es ließ sich zeigen, daß die extremen Mutanten nicht unmittelbar aus dem Typus, durch einen „Sprung“ wie die alternierten Individuen entstehen, sondern durch eine allmähliche, im Laufe vieler Generationen zunehmende Abänderung (Verminderung der Galaktanbildung und Virulenz), die zu erblichen Zwischenformen führt. Eine isolierte Zwischenform geht in die stärker abweichende nächste Mutante erst über, wenn von neuem die stärkste Einwirkung des Variationsreizes auf sie stattfindet. Die Mutation zeigt den weitaus höchsten Grad von Erbllichkeit. Die Mutanten I, II und III blieben bei 20 Tierpassagen ohne bemerkbare Veränderung. Auch bei langer Fortzüchtung auf künstlichen Nährböden blieben die Mutanten konstant. Vergleicht man die Mutanten mit den anderen Varianten hinsichtlich ihrer erblichen Konstanz, so ist die Annahme wohl gerechtfertigt, daß die regressive oder Verlustmutation zu einem Verlust von Erbfaktoren führt. Die verschiedenen Stadien der Mutation zeigen, daß die Galaktanbildung ein polygenes bzw. polymeres Merkmal ist. Nun wurde die Frage aufgeworfen, ob nicht durch noch längere Einwirkung von Tierpassagen die verloren gegangenen Faktoren wieder gebildet werden können. Das Resultat ist auf der Kurve (S. 23) dargestellt.

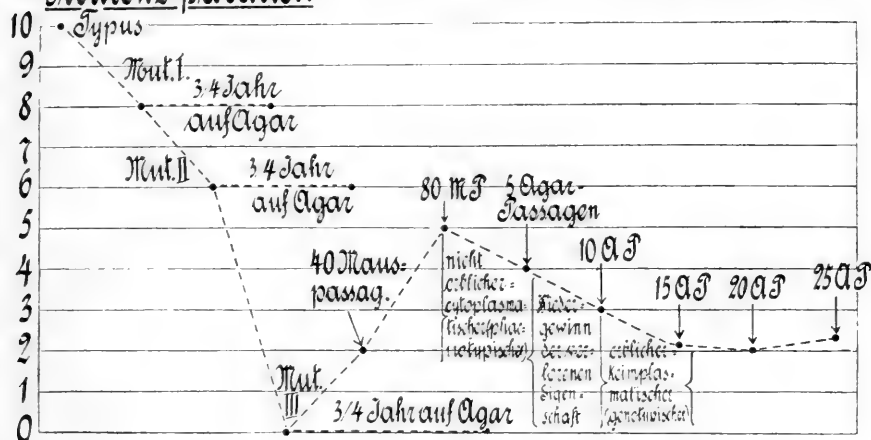
Die Virulenz ist dabei durch den negativen Exponenten von 10 ausgedrückt (wie die „Wasserstoffzahl“ des Blutes in der Physiologie). So besagt z. B. eine Virulenz von 3, daß  $1 \cdot 10^{-3}$  ccm Bouillonkultur = 0,001 ccm die in 2—3 Tagen tödliche Dosis war.

Es ergibt sich zunächst, daß der Typus die höchste Virulenz hat und daß die Virulenz mit dem Grade der regressiven Mutation abnimmt. Bei der Mutante III ist die Virulenz soweit gesunken, daß erst 1,0 ccm Bouillonkultur in 2—3 Tagen tödlich sind (also auf der Kurve = 0, da  $1,0 \cdot 10^0 = 1$ ). Werden der Typus und die Mutanten ohne Einwirkung des Variationsreizes auf künstlichen Medien fortgezüchtet, so bleibt die Virulenz unverändert ( $\frac{3}{4}$  Jahr durch Agarplatten fortgezüchtet). Wird nun die Mutante III einer großen Zahl von Tierpassagen unterworfen, so zeigt sich ein ganz allmähliches Ansteigen der Virulenz und der Kapselbildung. Nach 40 Mauspassagen ist die Virulenz auf 2 (= 0,01 ccm Bouillonkultur), und 80 Mauspassagen auf 5 (= 0,00001 ccm Bouillon-



kultur) gestiegen. Jetzt wurde untersucht, ob diese Steigerung eine erbliche war, d. h. ob sie ohne Fortdauer der Tierpassagen bestehen blieb. Zu diesem Zweck wurde alle 7 Tage neu auf Agar übertragen. Hierdurch wird beim Typus und den einzelnen Mutanten die Virulenz nicht verändert, sie bleibt also innerhalb der genotypisch festgelegten Größe. Wird aber die Mutante III nach 80 Mauspassagen auf die genannte Methode künstlich fortgezüchtet, dann tritt wieder ein allmähliches Sinken der Virulenz ein, nach 5 Agarpassagen auf 4, nach 10 Agarpassagen auf 3, nach 15 auf 2. Von der 15. Agarpassage ab

### Virulenz der Mutanten. Die Kapselbildung verläuft der Virulenz parallel.



bleibt die Virulenz aber mit geringen Schwankungen unverändert auf 2 stehen. Dieser Grad der Virulenz stellt also einen erblichen Gewinn gegenüber dem Ausgangszustand der Mutante III dar und hat somit als progressive Mutation zu gelten. Der darüber hinausgehende Grad von Virulenz (und Kapselbildung) ist dagegen nicht-erblich, d. h. war nur vom Cytoplasma erworben.

Nun zur Entstehungsweise der beobachteten Mutation. Da bisher eine progressive Mutation durch somatische Induktion trotz aller Mühe nicht experimentell herbeizuführen war, nehmen die meisten Forscher an, daß progressive Mutationen unabhängig von äußeren Reizen nur durch primäre Veränderungen des Keimplasmas entstehen, die Veränderung des Phänotypus also sekundär erfolgt und je nach dem Grade

ihrer Nützlichkeit durch Selektion erhalten bleibt. Im Gegensatz zu dieser Auffassung zeigt die hier beobachtete Mutation eine andere Art des Geschehens. Hier entsteht die neue Eigenschaft zunächst im Cytoplasma als Folge seiner Reaktionsfähigkeit auf den äußeren Reiz und die Veränderung des Keimplasmas folgt der Veränderung des Cytoplasmas nach. Denn in jedem beliebigen Punkte der progressiven Mutation geht die phänotypische, nicht-erbliche Komponente der wieder erworbenen Eigenschaft weit über die genotypische Komponente hinaus. Man muß also annehmen, daß die Veränderung des Keimplasmas höchst wahrscheinlich auf dem Wege über das Cytoplasma erfolgt, d. h. durch „cytoplasmatische Induktion“. Dieser Weg ist sehr wohl denkbar, da wir uns die Beziehungen zwischen Keimplasma und Cytoplasma als sehr enge vorstellen müssen. Hierauf hat Driesch bereits 1894 (analytische Theorie der organischen Entwicklung, Leipzig) hingewiesen. Was die Bedeutung der cytoplasmatischen Induktion für die Entstehung vererbbarer Eigenschaften betrifft, hat neuerdings nur Goldschmidt (die quantitative Grundlage von Vererbung und Artbildung: Vorträge und Aufsätze über Entwicklungsmechanik der Organismen. Herausgegeben von W. Roux, H. 24) eine ähnliche Auffassung vertreten, wonach die durch Anpassung an äußere Lebensbedingungen veränderlichen Faktorenquantitäten in engster Beziehung zum Artbildungsprozeß stehen. Viel schwierigere Hypothesen wären nötig, wenn man annehmen wollte, daß das Keimplasma primär von dem Reiz verändert wird und dann eine Veränderung des Cytoplasmas reproduziert, welche ihrerseits adäquate Beziehungen zu dem angewandten Reiz zeigt, ohne daß das Cytoplasma selbst vorher von dem Reiz beeinflusst worden ist.

Für das Problem der Artbildung ist besonders wichtig, daß sowohl die retrogressive als auch die progressive Mutation allmählich verläuft und zwischen den einzelnen Generationen keine bemerkbaren Unterschiede schafft. Erst nach vielen Generationen (bei der beobachteten progressiven Mutation wohl mehrere tausend) werden die Unterschiede wahrnehmbar. Im Gegensatz hierzu sind die spontanen, endogenen Mutationen und die durch direkte exogene Beeinflussung des Keimplasmas erzeugten Verlustmutationen durch „sprunghaftes Entstehen“ charakterisiert. Auch die nicht erblichen Variationsformen, welche oben als Modifikation und Alternation beschrieben wurden, bringen große Unterschiede zwischen den einzelnen Generationen mit sich. Diese Tatsachen stehen im Einklang mit den bisherigen Versuchen an Metazoen; die exogen bewirkten Veränderungen des Somas, welche

innerhalb einer einzigen oder weniger Generationen zu einem sichtbaren Unterschied gegenüber dem Ausgangstypus führen, sind nicht erblich. In diesem Sinne gibt es also keine Vererbung erworbener Eigenschaften, d. h. von Eigenschaften, welche bei einem Individuum (einer Individualgeneration) als Reaktion auf einen äußeren Reiz entstehen.

Um erbliche Gewinnvariationen zu erzielen, ist eben eine ungeheure Zahl von Generationen nötig. So wird es verständlich, weshalb progressive Mutationen experimentell kaum zu erzielen sind. Es muß 1. ein Reiz zur Anwendung kommen, der eine noch unentwickelte, aber doch in der bisherigen Konstitution des Cytoplasmas und Keimplasmas vorhandene Fähigkeit zur Bildung einer neuen Eigenschaft bezw. eines neuen Erbfaktors trifft, und 2. wenn es auch gelingt, diese Bedingung zu erfüllen, dürfte es bei den Metazoen kaum möglich sein, die Bildung des neuen Erbfaktors experimentell zu beobachten, da schon bei den relativ einfach gebauten und zu großer Plastizität fähigen Bakterien eine unzählige Reihe von Generationen hierzu nötig ist. So ist m. E. die Annahme berechtigt, daß die Entstehung erblicher Eigenschaften im Sinne der phylogenetischen Entwicklung durch cytoplasmatische Induktion vor sich gegangen ist und wohl auch weiter vor sich geht, auch wenn der experimentelle Beweis an Metazoen bisher nicht erbracht ist.

---

## Über die Vererbung der Alkaptonurie des Menschen.

Von E. Toenniessen, Erlangen.

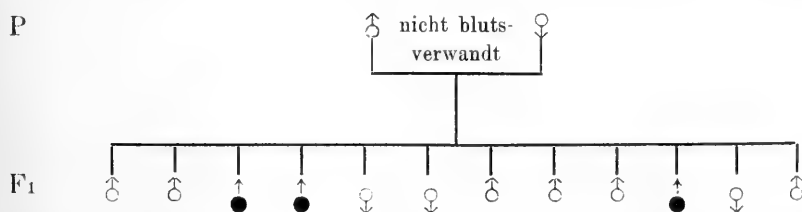
(Eingegangen am 22. August 1921).

Die Alkaptonurie ist eine Stoffwechselstörung, bei der bestimmte Aminosäuren, nämlich das Phenylalanin und Tyrosin, nicht vollständig abgebaut werden. Der Abbau bleibt bei der Homogentisinsäure stehen: diese wird durch die Nieren ausgeschieden und verleiht dem Urin die charakteristische Eigenschaft, beim Stehen an der Luft schwarz zu werden. Durch Zusatz von Alkali wird die Schwarzfärbung beschleunigt. Begleitsymptome der Alkaptonurie sind die Ochronose und chronische Arthritis. -- Die Anomalie tritt angeboren auf und verrät sich untrüglich durch schwarze Flecke, welche der Urin in der Wäsche hinterläßt. Die Stärke dieser Urinreaktion ist natürlich von der Nahrung abhängig: bei fleischfreier Kost können die Urinveränderungen so gering werden, daß die Alkaptonurie verschwunden zu sein scheint. Die Fälle von periodischer Alkaptonurie dürften sich also durch den Wechsel in der Nahrung erklären. Im übrigen dauert die Alkaptonurie das ganze Leben an, ferner ist auch noch nicht bekannt geworden, daß Fälle von Alkaptonurie bei gleicher Ernährung sich verschieden verhalten, d. h. daß es verschiedene Grade der Erkrankung gibt. Dies spricht zunächst dafür, daß die Alkaptonurie kein polygenes oder polymeres Merkmal ist. Die bis 1908 bekannten Fälle hat Fromherz<sup>1)</sup> gesammelt (im ganzen 58 Fälle, darunter 45 männlichen Geschlechts) und dabei folgendes Verhalten hinsichtlich der Vererbung gefunden: in zahlreichen Familien sind mehrere Geschwister krank, aber die Eltern, sowie die Kinder der alkaptonurischen Generation sind gesund. Hieraus ist zu vermuten, daß die Alkaptonurie auf einem rezessiven Faktor

<sup>1)</sup> Inaug.-Diss. Straßburg 1908.

beruht. Nur in einer Familie (Osler und Fletcher, cit. bei Garrod<sup>1)</sup>) fand sich direkte Vererbung: hier waren zwei Brüder krank und von den Kindern des einen Bruders ein Sohn krank, dessen Geschwister, deren Zahl leider unbekannt ist, normal. Die Mendelschen Proportionen lassen sich aus den bei Fromherz angegebenen Stammbäumen nicht feststellen, da die Zahl der gesunden Geschwister oft unbekannt ist. Bei den Stammbäumen mit bekannter Gesamtgeschwisterzahl treffen im ganzen 18 kranke auf 33 gesunde. Dies ist natürlich ein viel zu hoher Prozentsatz von Kranken, da nur die Serien mit Vorkommen bzw. Häufung erkrankter Individuen berücksichtigt sind. Leider ist dieser Fehler auch nicht durch die Probandenmethode Weinbergs zu korrigieren, da das Material nicht repräsentativ im Sinne Weinbergs ist, insbesondere ist nicht zu ersehen, welche Fälle direkt beobachtet („Probanden“) und welche nur indirekt ermittelt („Sekundärfälle“) sind. — Auffallend oft findet sich in den Stammbäumen Blutsverwandtschaft der Eltern, aber unter deren Kindern besteht kein höherer Prozentsatz erkrankter Individuen als unter der erkrankten Nachkommenschaft nicht blutsverwandter Eltern. Es ist ja auch für den Effekt der  $DR \times DR$ -Kreuzung gleichgültig, ob die DR-Eltern blutsverwandt sind. Ich glaube nun, aus folgenden Stammbäumen, von denen ich den zweiten und dritten selbst ermittelt habe (Herr Dr. Bamberger in Kronach hat die Alkaptonurie dieser beiden Familien zuerst festgestellt), den Mechanismus der Vererbung mit Sicherheit ableiten zu können.

1. Der von Fromherz<sup>2)</sup> ermittelte Stammbaum ist folgender:



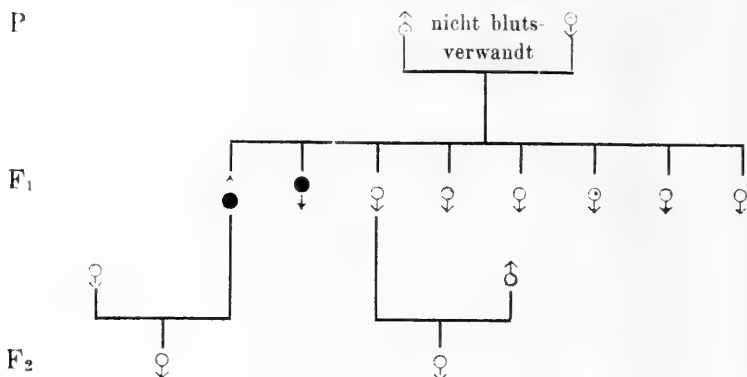
also 9 Gesunde auf 3 Kranke. F. Pick (Prag) hat auf Grund dieses Stammbaumes bereits angenommen, daß es sich um einen rezessiven Faktor handelt. Auffallend ist, daß nur Knaben erkrankt sind, doch ist dies

<sup>1)</sup> Lancet, 1902, p. 1916.

<sup>2)</sup> Inaug.-Diss. Straßburg 1908.

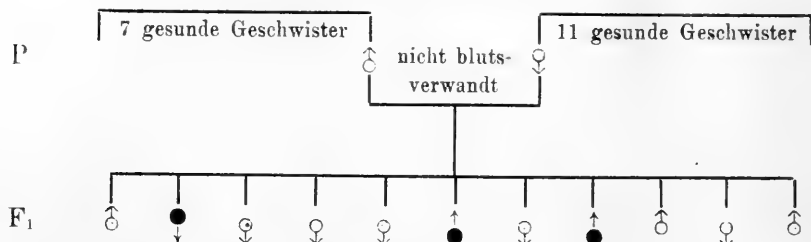
keine Gesetzmäßigkeit (geschlechtsbegrenzte Vererbung), wie aus folgenden Stammbäumen hervorgeht.

### 2. Stammbaum Caspar und Marie B.



also 6 Gesunde auf 2 Kranke. Dritte Generation wieder gesund.

### 3. Stammbaum Michael und Margarete K.

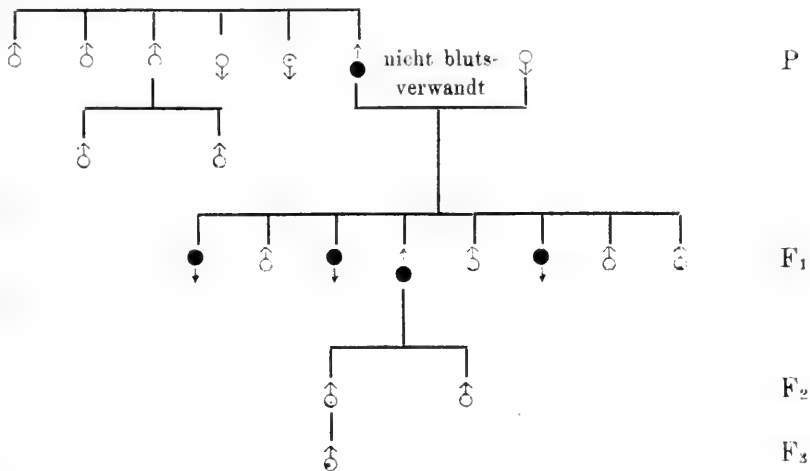


also 8 Gesunde auf 3 Kranke.

In diesen drei Stammbäumen treffen also auf 23 gesunde Geschwister 8 Kranke, was dem berechneten Verhältnis 3 : 1 bei Rezessivität des Krankheitsfaktors und  $DR \times DR$ -Kreuzung fast völlig entspricht. Diese Stammbäume dürften wegen ihrer hohen Kinderzahl stärkere Beweiskraft besitzen, denn die Proportion 3 : 1 erfordert eine Mindestkinderzahl von 4. Je größer die Zahl der Geschwister, desto mehr wird die ideale Proportion erreicht. Berücksichtigt man unter den bei Fromherz angegebenen Stammbäumen nur diejenigen, deren Geschwisterzahl mindestens 4 beträgt, so ergibt sich ebenfalls ein 3 : 1 sehr nahe erreichendes Verhältnis, nämlich 35 Gesunde auf 13 Kranke. Man kann also auf Grund dieser Stammbäume schon mit großer Wahrscheinlichkeit annehmen, daß die Alkaptonurie auf einem rezessiven Faktor

beruht. Diese Annahme wird noch gestützt durch folgenden, von UMBER<sup>1)</sup> ermittelten Stammbaum, welcher außer dem von Garrod beobachteten der einzige mit direkter Vererbung der Alkaptonurie ist:

#### 4. Stammbaum nach UMBER.



Dieser Stammbaum zeigt, daß bei direkter Vererbung das Verhältnis von Gesund und Krank = 1 : 1 ist. Da direkte Vererbung eines rezessiven Merkmals nur durch die Kreuzung  $RR \times DR$  stattfinden kann und dann in  $F_1$  das Verhältnis 1 : 1 ergeben muß, entspricht dieser Stammbaum den theoretisch geforderten Zahlen. Da ferner bei der  $DR \times DR$ -Kreuzung bei der vorhandenen großen Geschwisterzahl eine weitere statistische Korrektur nicht nötig ist (Rüdin<sup>2)</sup>), ist die gefundene Zahl beweisend. Die Alkaptonurie beruht also auf einem rezessiven Faktor. Dies stimmt auch gut mit unseren physiologischen Vorstellungen überein, denn wir nehmen an, daß die Alkaptonurie auf dem Fehlen eines Fermentes beruht. Der Alkaptonuriefaktor ist ferner nicht im X-Chromosom lokalisiert, da die Vererbung der Alkaptonurie keine Geschlechtsabhängigkeit zeigt.

Es wäre noch zu überlegen, ob die Alkaptonurie kein polygen bedingtes Merkmal ist und aus zwei dominanten Faktoren besteht. Wenn nämlich A und B die dominanten Faktoren sind, durch deren Kombination die Alkaptonurie ausbricht, dann

<sup>1)</sup> Ernährung- und Stoffwechselkrankheiten, Urban und Schwarzenberg, 2. Aufl. 1914, S. 499.

<sup>2)</sup> Studien über Vererbung und Entstehung geistiger Störungen. I. Zur Vererbung und Neuentstehung der Dementia praecox. Julius Springer, Berlin 1916.

entstünden bei der Kreuzung  $Aa\ bb$  (äußerlich gesund)  $\times$   $aa\ Bb$  (äußerlich gesund) die gesunden Individuen und die kranken ebenfalls im Verhältnis 3 : 1, wie aus

	aB	ab	
AaBb	$Aa\ Bb$ = krank	$Aa\ bb$ = gesund	
aabb	$aa\ Bb$ = gesund	$aa\ bb$ = gesund	folgt.

Ein manifest krankes Individuum  $AaBb$  gäbe aber mit einem gesunden  $aabb$  folgendes Resultat in  $F_2$ :

	ab
AB	$AaBb$ = krank
Ab	$Aabb$ = gesund
aB	$aaBb$ = gesund
ab	$aabb$ = gesund

d. h. ein Viertel der Nachkommen müßten krank sein. Dies stimmt aber nicht mit den Tatsachen überein, denn die Alkaptonuriker haben mit gesunden Individuen nur gesunde Nachkommen und in den äußerst seltenen Stammbäumen von direkter Vererbung besteht das Verhältnis von gesund : krank = 1 : 1 und nicht 3 : 1. Es ist infolgedessen unmöglich, die Alkaptonurie auf zwei dominante Faktoren zurückzuführen. Bei dieser Auffassung müßte man weiterhin die unwahrscheinliche Annahme machen, daß diese Faktoren zwei Hemmungsfaktoren sind, da die Alkaptonurie in einer Hemmung des intermediären Stoffwechsels beruht.



# Vererbung und Zytologie des Geschlechts nach Untersuchungen an Fröschen.

Von **Emil Witschi.**

(Zoologische Anstalt der Universität Basel.)

(Hierzu Tafel 1.)

(Eingegangen am 6. Oktober 1921.)

## Inhalt.

	Seite
Einleitung . . . . .	31
A. Untersuchungen über die Erbkonstitution . . . . .	33
I. Die Natur der Erbfaktoren F und M . . . . .	33
Schlußfolgerungen . . . . .	40
II. Erste Orientierung über die Frage der Homozygotie und der Heterozygotie	42
Schlußfolgerungen . . . . .	47
III. Die quantitativen Variationen der Geschlechtsfaktoren . . . . .	47
B. Zytologische Untersuchungen . . . . .	56
IV. Die Chromosomen von <i>Rana temporaria</i> . . . . .	56
Zusammenfassung . . . . .	61
V. Die Geschlechtschromosomenhypothese . . . . .	62
Literatur . . . . .	67

Das Problem der Geschlechtsbestimmung hat seit den ältesten Zeiten das Interesse der Naturforschung gefunden und erhielt es neuerdings wieder in besonderem Masse, als durch die moderne Vererbungs-forschung ein neues Licht darauf geworfen wurde. Die entscheidende Entdeckung auf diesem Gebiet, die für alle seitherigen Forschungen richtunggebend geblieben ist, machte Correns bei seinen Experimenten mit Zaunrüben (1907). Er zeigte mit aller Klarheit, daß bei *Bryonia dioica* die Geschlechtsbestimmung nach den Gesetzen einer mendelschen Rückkreuzung erfolgt. In den gleichen Jahren konnten amerikanische Zytologen unter der Führung von McClung und Wilson bei Insekten Chromosomenverhältnisse aufweisen, welche dem Corrensschen Heterogametie-Homogametie-Schema vollständig entsprechen.

Diese Übereinstimmung zytologischer und experimenteller Tatsachen war so eindrucksvoll, daß sich im weiteren Verlauf die Auffassung herausbildete, es sei damit die Lösung des Geschlechtsvererbungs- und Geschlechtsbestimmungsproblems überhaupt gewonnen. So sagt Correns (1920, S. 15): „Die letzten 20 Jahre sind für die Vererbungsforschung außerordentlich fruchtbar gewesen. Sie haben auch die Lösung einer Frage gebracht, die seit Jahrhunderten den menschlichen Geist beschäftigt hat: die der Geschlechtsbestimmung . . . wir haben nun einen sicheren Einblick, wie die Geschlechtsbestimmung erfolgt.“ Und so faßt auch Goldschmidt (1920, S. 36) den heutigen Stand des Problems in die Sätze: „Die normale Verteilung der Geschlechter wird durch einen Erbmechanismus von der Art einer mendelschen Rückkreuzung geregelt. Ein Geschlecht ist heterozygot in bezug auf einen Geschlechtsfaktor, bildet also zweierlei Keimzellen, ist heterogametisch; das andere ist homozygot, bildet also nur einerlei Gameten, ist homogametisch.“ — Die Frage, ob diese Art der Geschlechtsbestimmung die einzige in der Natur vorkommende sei, findet sich in der Literatur des letzten Jahrzehnts wohl ab und zu gestreift, aber nie gründlich erörtert.

Die vorliegende Studie soll an Hand experimenteller und zytologischer Studien an Fröschen beweisen, daß die Geschlechtsbestimmung durch Erbfaktoren, die im Reduktionsprozeß ungleich auf die Gameten verteilt werden, lediglich einen möglichen Typus darstellt. Daneben existiert aber auch ein anderer mit homogametischer Geschlechtsvererbung in beiden Geschlechtern. Bei diesem letzteren erfolgt die Entscheidung über das Geschlecht auf Grund entwicklungsphysiologischer Faktoren, unabhängig von einem besonderen Erbmechanismus.

Die folgenden Ausführungen sollen auch eine gedrängte Übersicht über den gegenwärtigen Stand des Geschlechtsproblems bei Fröschen geben. Die Ergebnisse der Arbeiten Richard Hertwigs — unter dessen Leitung ich vor 10 Jahren meine eigenen Experimente begonnen habe — sind darin einbezogen. Wer die Literatur des letzten Jahrzehnts verfolgt hat, wird feststellen, daß ich in theoretischer Hinsicht in manchen Punkten mich den Anschauungen von Richard Goldschmidt angeschlossen habe.

Die ausgedehnte Literatur über das Geschlechtsbestimmungsproblem wird in dieser Studie nur gelegentlich berührt. Eine zusammenfassende, auch auf die botanischen Objekte sich erstreckende Darstellung des Problems ist für einen späteren Zeitpunkt in Aussicht genommen.

## A. Untersuchungen über die Erbkonstitution.

### I. Die Natur der Geschlechtsfaktoren F und M.

Bevor wir mit den gebräuchlichen Erbfaktoren Weiblichkeit (F) und Männlichkeit (M) zu operieren beginnen, soll untersucht werden, was sie bei unserm Objekt bedeuten können. Die Gesamtheit der Geschlechtscharaktere unmöglich, denn wir wissen aus Kastrations- und Transplantationsexperimenten, so wie aus den Befunden an Zwittern, daß die sekundären Charaktere sich erst in Abhängigkeit von den Keimdrüsen entfalten. Aber auch wenn wir von dieser Gruppe absehen, so stellt das Geschlecht immer noch nichts Einfaches dar. Es fehlen uns zwar hierüber noch alle bestimmteren Aufschlüsse. Die Vererbungsforschung befaßte sich bisher fast ausschließlich mit somatischen Eigenschaften, die leichter zugänglich sind als keimplasmatische. Doch ist bereits mit Sicherheit vorauszusehen, daß den mannigfaltigen morphologischen Strukturen etwa der Spermien auch ein großer Genenkomplex entspricht. Die Erscheinung, daß jede Geschlechtszelle normalerweise nur die Merkmale des einen Geschlechts entfaltet, während alle konträren latent bleiben, erklärt sich dann entweder auf Grund einer festen Koppelung der gleichgeschlechtigen Gene oder aber durch ihre gemeinsame Abhängigkeit von einem besonderen übergeordneten Faktor. Im zweiten Falle würde F lediglich den weiblich-differenzierenden, M den männlich-differenzierenden Faktor bedeuten. Im ersten Falle dagegen wären auch weitere Geschlechtsfaktoren  $F'$ ,  $F''$ ,  $F'''$ , . . . resp.  $M'$ ,  $M''$ ,  $M'''$ , . . . mit einbezogen. Beide Typen mögen in der Natur verwickelt sein.

Bei unserem Objekt sind die folgenden Tatsachen von Bedeutung:

a) Genotypisch identische Keimzellen schlagen die männliche oder die weibliche Entwicklungsrichtung ein, je nach dem Ort, wo sie sich in der Keimdrüse befinden, und zwar entwickeln sie sich im Keimepithel ausschließlich zu Oozyten, in den Sexualsträngen zu Spermatozyten. Bezüglich der entwicklungsgeschichtlichen Tatsachen sei auf die Publikationen von 1913, 1914a und 1921 verwiesen. Der morphologische Befund für sich allein ist natürlich noch nicht beweisend. Vielmehr möchte es ja den Anschein haben, daß die weiblichen Keimzellen, eben weil sie weiblich sind, im Keimepithel verbleiben, und ebenso könnte es zu den Besonderheiten des männlichen Geschlechts gehören, daß die Keimzellen in die Sexualstränge einwandern.

Experimentelle Tatsachen, über die ich bereits 1913 referiert habe, bringen hier die Entscheidung.

Die künstlich befruchteten Eier eines Pärchens alpiner Grasfrösche wurden in vier Teilen bei 10°, 15°, 21° und 27° herangezüchtet. In der 21°-Kultur vollzog sich die Geschlechtsdifferenzierung auf dem Stadium der 22 mm langen Larven und in kürzester Zeit war zwischen den beiden Geschlechtern das Gleichgewicht hergestellt. Das Gesamtergebnis dieser Kultur war 115 ♂ und 104 ♀. Demnach muß angenommen werden, daß von den befruchteten Eiern 50% eine männliche und 50% eine weibliche Erbkonstitution besaßen.

Die Geschlechtsdifferenzierung der 15°-Kultur war verzögert und begann erst auf dem Stadium der 33 mm langen Larven. Die Keimzellen blieben also auch bei den Männchen bis zu diesem Zeitpunkt im Keimepithel liegen und nun zeigte es sich, daß nur noch ein Teil davon sich in Spermatogonien umzuwandeln vermochte. Der Rest verblieb im Keimepithel und lieferte Oozyten. Bis zur Metamorphose entwickelten sich die zentrale Hodenanlage sowohl als auch das weibliche Keimepithel normal. Aber nach der Verwandlung degenerierte das Keimepithel in allen Fällen, so daß nach zwei Monaten nur selten noch Reste davon zu finden waren. Definitives Geschlechtsverhältnis: 131 ♂ und 140 ♀.

In der 10°-Kultur erfolgte die Geschlechtsdifferenzierung noch später. Zuerst erhielten alle Larven (33—35 mm) typische Ovarien. Vor und während der Metamorphose (Larven von 40 mm und mehr) begann die Umwandlung eines Teiles dieser „Weibchen“ in Männchen. Während der Metamorphose fixierte Tiere ergaben ein Verhältnis von 23 ♂ : 4 lateralen Hermaphroditen : 44 ♀. Alle Männchen besaßen Keimdrüsen mit zahlreichen Eiern oder mit überwiegend ovarialem Charakter. Auch die lateralen Hermaphroditen sind nichts anderes als Umwandlungshermaphroditen auf frühem Stadium.

Wir sehen also, daß bei 15° und in verstärktem Maße bei 10° genotypisch männliche Keimzellen als weibliche sich entwickeln. Es liegt nahe, zu vermuten, das sei eine direkte Wirkung der niedrigen Temperatur. Da diese aber alle Keimzellen gleichmäßig trifft, so bliebe ungeklärt, warum in der 15°-Kultur gleichzeitig ein Teil sich in männlicher, der andere in weiblicher Richtung differenziert. Ferner würde nicht verständlich, warum genotypisch identische Zellen stets nur im Keimepithel aber nie in den Sexualsträngen zu Oozyten sich entwickeln. Auf diesem Wege kommen wir nicht zu einer befriedigenden Erklärung.

Da die genotypische Konstitution sowohl als die in Betracht fallenden Außenbedingungen (Temperatur!) für alle Keimzellen (der jetzt allein uns interessierenden Männchen) identisch sind, bleibt einzig die Möglichkeit offen, daß Faktoren des „inneren Milieus“ die Differenzierung bewirken. Zu einer ersten Orientierung darüber, wie sie lokalisiert sind, müssen wir gelangen, wenn wir die Keimzellen als Indikatoren betrachten. Wir erkennen dann die Wirksamkeit weibchenbestimmender Faktoren im Keimepithel, männchenbestimmender in den Sexualsträngen.

b) Alle Tiere, gleichgültig, ob sie die genetische Konstitution von Männchen oder von Weibchen besitzen, sind in bezug auf das Geschlecht bipotent, d. h. es können bei geeigneten entwicklungsphysiologischen Bedingungen sowohl der männliche als auch der weibliche Geschlechtsfaktor wirksam werden. Die erwähnten 10°- und 15°-Kulturen zeigten das für die genetischen Männchen. Die 27°-Kultur liefert den Beweis für die genetischen Weibchen. Es differenzierten sich hier die Geschlechter ganz wie bei 21° schon auf einem frühen Larvenstadium. Während und nach der Metamorphose begannen aber weiterhin auch die Weibchen sich in Männchen umzuwandeln. Die mikroskopische Untersuchung ergibt in der ersten bis dritten Woche nach der Metamorphose neben typischen Männchen mit fortgeschrittener Hodenbildung Umwandlungshermaphroditen. Sie besitzen Ovarien, die sich in Auflösung befinden und junge Hodenanlagen. Weibchen mit normalen Ovarien sind in der dritten Woche kaum noch zu finden. Es resultieren also aus solchen Hitzekulturen neben den 50% genetischen Männchen noch experimentell aus Weibchen erzeugte in steigender Zahl. Bei längerer Fortsetzung der Versuche könnten wohl 100% Männchen erhalten werden.

c. Keimepithelien und Sexualstränge sind nicht als die geschlechtsbestimmenden Faktoren schlechthin zu betrachten, sondern es sind diese nur darin lokalisiert. Die geschlechtsdifferenzierenden Faktoren treten nämlich nur unter bestimmten Bedingungen und zu gewissen Zeiten in Erscheinung. So entbehrt das Keimepithel der indifferenten Keimdrüse offenbar des Differenzierungsfaktors. Denn die männlichen Keimzellen, die während der ganzen indifferenten Periode im Keimepithel liegen, erfahren keine Umstimmung, wenn sie vor dem Stadium der 30—35 mm langen Larve emigrieren. Auch die weiblichen Keimzellen erhalten erst nach diesem Stadium ihr charakteristisches Gepräge.

Ebenso stellen die Sexualstränge ursprünglich indifferente Gebilde dar und behalten bei den Weibchen diesen Charakter zeitlebens. Männchenbestimmend wirken sie erst von dem Moment an, wo sie infolge von Wucherungsprozessen in einen voluminös-kompakten Zustand übergehen. Wie ich in der Studie über den Hermaphroditismus dargestellt habe, scheint die männchendifferenzierende Wirkung von den Leydig'schen Zwischenzellen auszugehen, die zu dieser Zeit zum erstenmal auftreten.

d. Die geschlechtsdifferenzierenden Faktoren sind trophische Systeme.

Fassen wir die Temperaturexperimente an den Nachkommen des einen Froschpärchens aus den bayrischen Alpen zusammen, so konstatieren wir in der Reihe von  $10-27^{\circ}$  eine beständige Verstärkung des männchendifferenzierenden und eine entsprechend fortschreitende Abschwächung des weibchendifferenzierenden Faktors. Die aufsteigende männliche Kurve schneidet sich mit der fallenden weiblichen bei  $21^{\circ}$ , d. h. hier erfahren beide Geschlechter die gleiche Förderung; darum gibt hier die genetische Konstitution allein den Ausschlag bei der Entscheidung über das Geschlecht. Bei  $15^{\circ}$  erfolgt die Differenzierung schon nicht mehr so reinlich; doch ist die normale Geschlechtsproportion bis zur Metamorphose klar und endgültig herausgebildet; wir können darum die  $15^{\circ}$ - und  $21^{\circ}$ -Kulturen gemeinsam als Normalkulturen betrachten. Wenn wir also das Resultat erhalten, daß Kälte ( $10^{\circ}$ ) die Weibchendifferenzierung, Hitze ( $27^{\circ}$ ) dagegen die Männchendifferenzierung fördert, so eröffnet sich die Möglichkeit, aus der Analyse der entwicklungsphysiologischen Bedeutung der Temperaturen etwelchen Aufschluß über die Natur der geschlechtsdifferenzierenden Faktoren zu erhalten.

Der auffälligste Effekt steigender Temperaturen ist die allgemeine Beschleunigung der Lebensprozesse (vergl. zum Folgenden die Zusammenstellung der Fig. A). Die mittlere Dauer der Larvenzeit bei  $15^{\circ}$  betrug 51,75 Tage, bei  $21^{\circ} = 28,65$  Tage. Daraus berechnet sich ein Temperaturkoeffizient für 10 Grade  $Q_{10}^{(15-21)} = \left(\frac{51,75}{28,65}\right)^{\frac{10}{6}} = 2,65$ .

Der Wert liegt zwischen 2 und 3, entspricht also für diese Spanne der van't Hoff'schen Temperaturregel. Dagegen brauchten die Tiere bei  $10^{\circ} = 128$  Tage bis zur Metamorphose und  $Q_{10}^{(10-15)} = 6,06$ . Wäre die Verzögerung durch die Kälte eine normale, d. h. würde  $Q_{10}$  stets  $= 2,65$  bleiben, dann hätte die Kultur mit 85 Tagen schon ausmetamorphosieren müssen. Ich erhielt jedoch das erste Fröschen erst am

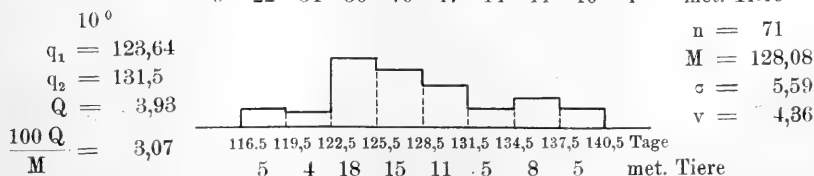
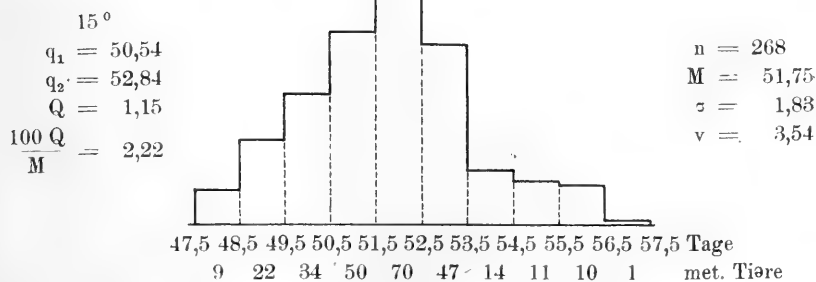
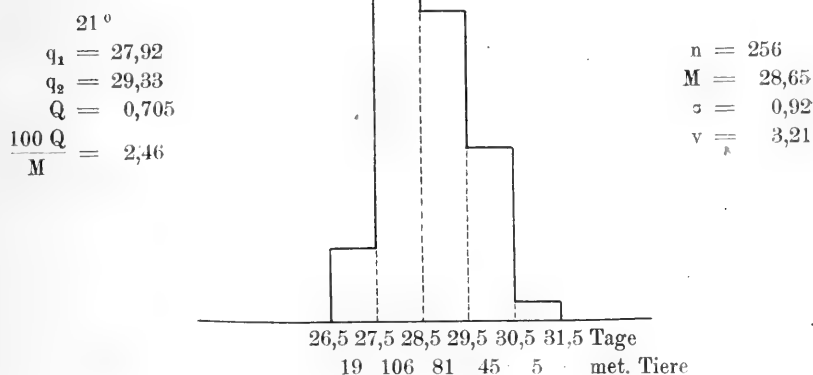
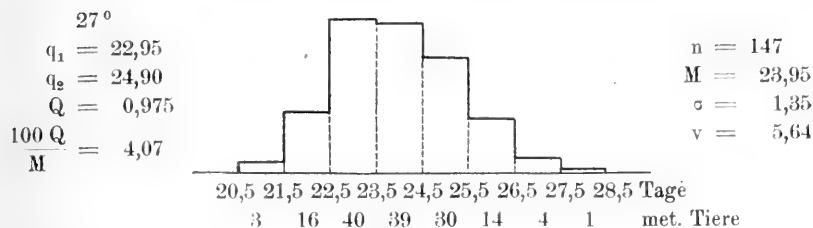


Fig. A. Metamorphosentabellen der Geschwisterkulturen  $A_{10}$ ,  $A_{15}$ ,  $A_{21}$ ,  $A_{27}$  (Ursprungstalarasse).  $M$  = mittlere Dauer der Larvenzeit (Befruchtung—Metamorphose).

$\frac{100 Q}{M}$  = Quartilkoeffizient.  $v$  = Variationskoeffizient.

117. Tag. Die Hitzekultur hatte eine Larvenperiode von 24 Tagen statt einer als normal zu berechnenden von 16! Also ist  $Q_{10}^{(21-27)} = 1,37$ .

Wie erklären sich die Verzögerungen in der Hitze und der Kälte? — Zunächst kann man schädigende Wirkungen feststellen. Denn es erhöht sich beidemale die fluktuierende Variabilität. Die Variationskoeffizienten für  $21^{\circ}$  und  $15^{\circ}$  sind fast identisch; ebenso die Quartilkoeffizienten.

$$v_{21} = 3,21 \qquad \left[ \frac{100 Q}{M} \right]_{21} = 2,46,$$

$$v_{15} = 3,54 \qquad \left[ \frac{100 Q}{M} \right]_{15} = 2,22.$$

Dagegen ist die Variabilität in der Kälte und in der Hitze beträchtlich erhöht.

$$v_{10} = 4,36 \qquad \left[ \frac{100 Q}{M} \right]_{10} = 3,07,$$

$$v_{27} = 5,64 \qquad \left[ \frac{100 Q}{M} \right]_{27} = 4,07.$$

Diese verzögerte Entwicklung bei gleichzeitig erhöhter Variabilität ist wohl die Folge der Tatsache, daß die einzelnen Lebensprozesse durch variierte Temperaturgrade ungleichmäßig beeinflußt werden. Summarisch lassen sich die diesbezüglichen Erfahrungen in die Formel bringen: die Dissimilationsprozesse werden mit steigender Temperatur stärker beschleunigt als die Assimilationsprozesse. Im optimalen Temperaturintervall ( $10-15^{\circ}$ ) befinden sich die beiden in einem harmonischen Verhältnis. Dagegen überwiegt in der Kälte die Assimilation, in der Hitze die Dissimilation. Graphisch können das etwa die beigegebenen Kurven veranschaulichen.

Die gestörte Harmonie in den Kälte- und Hitzekulturen findet einen Ausdruck in der vergrößerten Variabilität. Ebenso ist sie Ursache der Abweichungen der Temperaturkoeffizienten vom Normalwert (2,6). Denn da die Geschwindigkeit des Verlaufs eines komplexen Prozesses wesentlich durch die langsamste Teilreaktion bestimmt wird, ergeben sich in der Kälte und in der Hitze starke Entwicklungsverzögerungen (Abb. B).

Die Kältetiere erscheinen stets überernährt, groß und plump, sie speichern viel Reservestoffe, die Leber ist übermäßig groß, die Ausbildung der Nieren läßt auf eine schwache exkretorische Funktion schließen. Die Hitzetiere dagegen sind klein, schlank, mager, ihre Leber ist gering und die Nieren sind sehr stark entwickelt. Uns interessiert



hier besonders der Zustand der Keimzellen. Die Photographien der Tafel 1 zeigen Ovarien von Kälte- und Hitzegeschwistern entsprechenden Alters (drei resp. zehn Wochen nach der Metamorphose). Abgesehen von allen feineren Unterschieden fällt der Plasmareichtum der Kälte-Oozyten auf. Die Oozyten des Hitzetieres verfallen sämtlich der Degeneration. Das Hitzeovar ist klein geblieben und besitzt weite

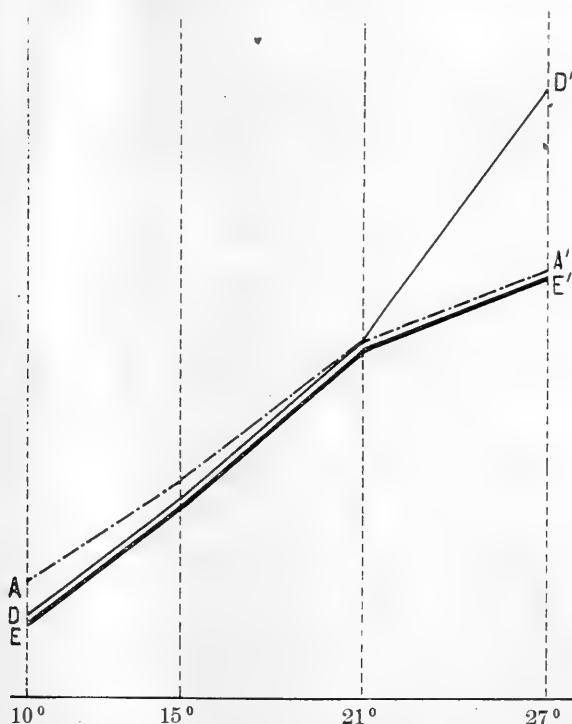


Fig. B. Die Entwicklungsdauer bei vier verschiedenen Temperaturen in ihrer Abhängigkeit von Assimilation und Dissimulation (Schema). AA': Assimilationskurve; DD': Dissimilationskurve; EE': Kurve der Entwicklungsdauer.

Ovarialtaschen (Hohlräume). Das Kälteovar ist groß und die Ovarialtaschen sind infolge des Eiwachstums zu schmalen Spalten zusammengepreßt worden.

So ergibt sich der Schluß, daß die Temperatur die trophischen Bedingungen im Keimplasma tiefgreifend umgestaltet, indem in der Kälte die Stoffspeicherung, in der Hitze dagegen der Stoffabbau das Übergewicht erhalten. Stoffspeicherung ist

aber das charakteristische Merkmal der weiblichen Geschlechtszellen und plasmatische Reduktion ein ebensolches für die männlichen. Es scheint also, daß wir hier einen Schlüssel zum Verständnis der geschlechtsbestimmenden Wirkung der extremen Temperaturen gefunden haben. — Ich möchte nicht unterlassen, auf die gute Übereinstimmung mit Seilers Temperaturexperimenten an Psychiden hinzuweisen. — Auch ergeben sich manche Berührungspunkte mit Richard Hertwigs Theorie der Kernplasmarelation.

Wie im Hitzeexperiment, so erzielt man rein männliche Kulturen auch durch uterine Überreife der Eier (Hertwig, Kuschakewitsch, Witschi). Die entwicklungsgeschichtliche Untersuchung solcher Zuchten lieferte nun die schönste Bestätigung der Schlüsse, die wir aus den Temperaturexperimenten gezogen haben. Kuschakewitsch ist es zuerst aufgefallen, daß die Überreifetiere keine der typischen großen und plasmareichen Urkeimzellen besitzen und er postulierte, daß diese bei Überreife vollkommen verschwinden. Ich konnte dagegen an meinem Überreifematerial nachweisen, daß lediglich der Dotter und alle besonderen Reservestoffe der Urkeimzellen auf frühestem Stadium schon abgebaut werden, so daß die Archigonozyten eine täuschende Ähnlichkeit mit mesenchymatischen Elementen erhalten. Überreife und Hitze wirken demnach prinzipiell gleichartig auf den trophischen Zustand der Keimzellen. Wie neue Experimente mir gezeigt haben, können sie sich gegenseitig unterstützen.

Schlußfolgerungen: Die experimentellen Tatsachen führen zum Schluß, daß die Geschlechtsdifferenzierung durch trophische Faktoren bewirkt wird. Weiblich differenzierend sind Nähreinrichtungen des Keimepithels. Sie sind uns noch wenig bekannt. Besondere Nährzellen sind nicht vorhanden. Die Verhältnisse der Blutversorgung werden wahrscheinlich eine wichtige Rolle spielen, ebenso die Beschaffenheit der Stütz- und Follikelzellen, welche die Zusammensetzung des Nährstromes bestimmen, welcher den Keimzellen zufließt. — Als männlich differenzierendes Organ fallen die Leydigschen Zwischenzellen in Betracht. Sie beteiligen sich an der Auflösung der Keimepithelien und rufen eine lebhaft Vermehrung der Spermatogonien hervor (1921).

Genetische Weibchen sind demnach Tiere, die auf Grund ihrer Erbkonstitution das weiblich differenzierende Nährsystem zu entwickeln vermögen und der Erbfaktor F bezieht sich in erster Linie auf dieses Geschlechtsmerkmal. Ganz entsprechend bedeutet der Erbfaktor M das männlich diffe-

renzierende trophische System. Wir haben keine Anhaltspunkte dafür, daß die konstitutionellen Unterschiede der Geschlechter (von Rassen, wie die betrachtete aus den bayrischen Alpen) sich auf etwas anderes, als eben diese trophischen Systeme beziehen.

Für die Konstruktion einer Erbformel der Geschlechtsfaktoren sind die beiden Tatsachen der konstitutionellen Bipotenz beider Geschlechter und der morphologischen Unabhängigkeit der beiden trophischen Systeme von Bedeutung. Es folgt daraus, daß **zwei Merkmalspaare** an der Geschlechtsvererbung beteiligt sind. F und M können nicht Allelomorpha sein.

#### Literatur.

Nach Goldschmidt (1920b, S. 18) sind am Geschlechtsvererbungsvorgang drei Materien beteiligt: „1. Die genetische Konstitution der Form, also ihre gesamte Erbmasse unabhängig vom Geschlecht, . . .“ „2. Die Geschlechtsenzyme, deren differenzielle Verteilung durch den Chromosomenmechanismus dem einen die schnellere und damit entscheidende Aktion sichert und 3. die von ihnen produzierten Hormone der definitiven sexuellen Gestaltung, die die Vollendung des sichtbaren Typus, des Phänotypus, kontrolliert.“ Mit 1. und 2. haben wir uns hier nicht beschäftigt; bezüglich 3. ergibt sich aus unsern Untersuchungen insofern eine Übereinstimmung, als beide zur Annahme von morphogenetischen Substanzen führten. Aber während wir diesen den Charakter von Nährstoffen zuerkannten, charakterisiert sie Goldschmidt als Hormone. Goldschmidt geht aus von der Analyse intersexueller Schmetterlinge. Er findet, daß sie sich zuerst mit dem einen Geschlecht entwickeln, daß dann aber von einem bestimmten Wendepunkt ab plötzlich die sexuelle Differenzierung nach dem andern Geschlecht umschlägt. Der Wechsel erstreckt sich auch gleichzeitig auf die sämtlichen geschlechtlich differenzierten oder der Differenzierung fähigen Teile des Körpers. Diese beiden Feststellungen: bestimmte zeitliche Lokalisation — dagegen Fehlen der räumlichen Lokalisation (d. h. allgemeine Verbreitung) des Effektes, bilden starke Argumente für die Wirksamkeit eines Hormons. Aber der Erklärungswert dieser Annahme wird, wie mir scheint, wieder in Frage gestellt, wenn Goldschmidt weiterhin sagt (a. a. O., S. 17): „Bei den Insekten geht diese Reaktion (nämlich die Produktion der spezifischen Hormone, W.) in jeder einzelnen Zelle des Körpers vor sich als unumstößliche Konsequenz der quantitativen Verhältnisse im Moment der Befruchtung.“

Bei unserem Objekt fällt nun weiterhin in Betracht, daß neben der zeitlichen auch eine räumliche Lokalisation der Wirkung der morphogenetischen Substanz festzustellen ist und daß die männlich und die weiblich differenzierende gleichzeitig an getrennten Stellen wirken können. Das widerspricht aber der Annahme geschlechtsdifferenzierender Hormone.

## II. Erste Orientierung über die Frage der Homozygotie und der Heterozygotie.

a) Die differenzierte Lokalrasse A von *Rana temporaria* aus den bayrischen Alpen.

Wie oben bereits mitgeteilt wurde, ergaben die Normalkulturen schon während der Larvenentwicklung ein Geschlechtsverhältnis von 50 ♀ : 50 ♂; nämlich:

die 15 <sup>0</sup> -Kultur:	140 ♀ + 131 ♂
.. 21 <sup>0</sup> ..	104 ♀ + 115 ♂
Zusammen	244 ♀ + 246 ♂.

Die gesamte Sterblichkeit (die nicht befruchteten Eier eingerechnet) betrug 15%.

Das Resultat erklärt sich eindeutig auf Grund der Annahme eines Homozygotie-Heterozygotie-Mechanismus der Geschlechtsvererbung. Er kann sich entweder auf den Faktor F oder auf M oder auf alle beide beziehen. Den dritten Fall können wir jedoch außer Betracht fallen lassen, denn abgesehen davon, daß er die unwahrscheinliche Annahme einer selektiven Befruchtung notwendig machen würde, widersprechen ihm auch die Bastardierungsergebnisse und die zytologischen Tatsachen.

Wenn F der Faktor ist, welcher im digameteten Geschlecht eine ungleiche Verteilung erfährt, so bekommen wir folgendes Schema für die Erbformeln:

$$\mathbf{FFMM} = \text{♀} \quad \mathbf{FfMM} = \text{♂}.$$

Dabei ist **FF** epistatisch über **MM**, aber **MM** epistatisch über **Ff** (**FF** > **MM** > **Ff**).

Ist dagegen das digametische Geschlecht in Bezug auf M heterozygot, so ergeben sich die Formeln:

$$\mathbf{FFMm} = \text{♀} \quad \mathbf{FFMM} = \text{♂} \\ (\mathbf{MM} > \mathbf{FF} > \mathbf{Mm}).$$

Die Frage ob das Weibchen oder das Männchen digamet sei, wird erst durch die Bastardierung mit undifferenzierten Rassen entschieden.

Die hier abgeleiteten Erbformeln für die geschlechtsbestimmenden Faktoren sind nicht neu. Bekanntlich wurden sie von Morgan (1911) bei einem seiner ersten Versuche, die Konstitution der Chromosomen von *Drosophila* zu analysieren, aufgestellt. 1912 zeigte Goldschmidt auf Grund seiner Studien an intersexuellen Schwammspinnern, daß die Vererbung der sekundären Geschlechtsmerkmale nach einem solchen Grundschema erfolgt. In seinen neuen Arbeiten hat nun Goldschmidt die Formeln insofern modifiziert, als er annimmt, der Weiblichkeitsfaktor werde bei Schmetterlingen nur in der mütterlichen Linie weiter vererbt. Das Weibchen  $\boxed{F}Mm$  bildet also Eier  $\boxed{F}M$  und  $\boxed{F}m$ ; das Männchen  $\boxed{F}MM$  dagegen produziert nur Spermien  $M$ . Auf die Verhältnisse bei den Fröschen ist dieses Schema nicht übertragbar.

b) Die undifferenzierte Lokalrasse B (*Rana temp.*) aus der Umgebung von München.

Die Kultur einer Münchener Rasse bei 20° ergab (einige Wochen nach der Metamorphose) 241 ♀ und 0 ♂. Die Sterblichkeit (die nicht befruchteten Eier eingerechnet) betrug 16%.

Wir bekommen hier also eine uniforme  $F_1$ . Wenn wir vorhin aus dem charakteristischen Zahlenverhältnis des mendelschen Rückkreuzungsfalles auf ein Heterozygotie-Homozygotie-Schema schlossen, so müssen wir nach dem vorliegenden Resultat beide Geschlechter dieser Rasse als homozygot voraussetzen.

$$= FFMM \quad \sigma = FFMM.$$

Zwei Fragen sind an dieser Stelle kurz zu erörtern: 1. Wie kommt bei undifferenzierten Rassen die Geschlechtsdifferenzierung zustande? 2. Warum sind die sämtlichen Tiere der vorliegenden Normalkultur Weibchen?

ad. 1. Diese Frage wird gelöst durch die Experimente über willkürliche Geschlechtsbestimmung. Die Temperaturversuche haben ergeben, daß nicht nur maximale Temperaturen männchenbestimmend wirken, sondern auch Temperaturwechsel und zwar Temperaturerhöhungen. Die Organisation der Tiere muß sich bei solchen Wechslen den neuen Bedingungen anpassen, und bei Temperaturerhöhungen bedeutet das einen starken Abbau in der Kälte aufgespeicherter Stoffe. Wenn sich dieser Prozeß auch auf die Keimdrüsen erstreckt — woran kaum zu zweifeln ist, doch fehlen spezielle Untersuchungen darüber — dann sind die Bedingungen für die Männchenbildung gegeben.

In diesem Sinne möchte ich heute auch das Resultat meiner Kältekulturen B interpretieren. 1914 habe ich die Tatsache, daß sie neben zahlreichen Weibchen auch Männchen lieferten, als direkte Kältewirkung darzustellen versucht. Doch widersprechen dem die Ergebnisse der oben erwähnten Kältekulturen der differenzierten Rasse. Die Versuchsanordnung und die Resultate sind die folgenden.

Neben der Normalkultur (20°) wollte ich zunächst zwei Kältekulturen führen. Ich ging nämlich von der Überlegung aus, daß eine eventuelle Kältewirkung verursacht sein könnte, durch Beeinflussung der zweiten Reifeteilung der Eier, die ja erst etwa  $\frac{1}{2}$  bis 1 Stunde nach der Befruchtung stattfindet. Ich brachte darum die I. Kältegruppe sogleich nach der (künstlichen) Besamung der Eier auf 10°, die II. Kältegruppe erst 2 $\frac{1}{4}$  Stunden später. Es sei hier gleich bemerkt, daß das Resultat negativ war: beide Kältekulturen ergaben das gleiche Geschlechtsverhältnis. — Im weiteren Verlauf teilte

ich dann beide Gruppen wiederum in je drei Fraktionen, so daß ich sechs Kältekulturen erhielt. Dann brachte ich auf drei verschiedenen Larvenstadien je eine Fraktion der Gruppen I und II auf die normale Temperatur (18—22°). Nach der Metamorphose wurden die Tiere noch einige Wochen bei Zimmertemperatur gehalten. In diesen sämtlichen sechs Kulturen haben sich einige Zeit nach der Temperaturerhöhung Männchen herausdifferenziert. Die Kulturen wurden sämtlich fixiert, während der Differenzierungsprozeß in vollem Gang sich befand. Sie ergaben total 438 ♀ + 35 ♂ + 18 I<sup>1)</sup>. Ähnliche Temperaturbedingungen wie die dieses Experimentes finden sich häufig in der freien Natur.

Weiterhin kennen wir die uterine Überreife der Eier als männchenbestimmenden Faktor. In der Natur werden die Eier der Grasfrösche häufig überreif. Es ist eine längst bekannte Tatsache, daß die Eier, die man gegen Ende der Brunstperioden erhält, zu experimentellen Arbeiten wenig geeignet sind. Der Grund liegt nach meinen Beobachtungen in Überreifeschädigungen.

ad. 2. Es ist anzunehmen, daß bei undifferenzierten Rassen die Faktoren F und M ungefähr gleich stark sind. Nun besitzt aber die indifferente Keimdrüse schon die topographischen Bedingungen des Ovars. Wenn eine solche Drüse reichlich ernährt wird, so ist damit auch die Bedingung für die Entwicklung eines Ovars ohne weiteres gegeben. Nur unter dem Einfluß ganz besonders schädigender Verhältnisse, bleiben die Keimdrüsen bis über die Metamorphose hinaus im indifferenten Zustand. So z. B. nach starker Überreife oder starken Temperaturschwankungen. Auch infolge Bastardierung kann diese Unterentwicklung sich einstellen. Die undifferenzierten Rassen der Wasserfrösche bilden Ovarien, die zunächst auf einem primitiven Entwicklungsstadium stehen bleiben (doch enthalten sie bereits Einester und Oozyten). Die Abbildung D zeigt — bei gleicher Vergrößerung mit dem Zeichenapparat entworfen — die Ovarien eines Weibchens von 2,5 cm Länge und eines Intermediären von 2,9 cm Länge (es scheint sich um 1½-jährige Tiere zu handeln). Sie wurden an der selben Stelle bei Sitten, Kt. Wallis, gefangen<sup>2)</sup>. Gleichzeitig wurden zwei weitere Intermediäre von 3,5 und 4 cm gefangen, deren Keimdrüsen den abgebildeten intermediären vollkommen entsprechen. Das Ovar intermediärer Tiere hat eine glatte Oberfläche, ist walzenförmig und zieht sich häufig noch ein Stück weit dem Rande des Fettkörpers entlang. Das Ovar der Weibchen dagegen ist flach, stark faltig und besitzt eine rauhe Oberfläche, da die großen Auxozyten buckelig vorragen. Vom Fettkörper ist es vollständig getrennt.

#### c) Kreuzung differenzierter und undifferenzierter Rassen.

Nun ergibt sich die Möglichkeit, durch Bastardierungsexperimente zu entscheiden, welches Geschlecht der differenzierten Rasse das digamete sei. Denn angenommen, die Männchen seien heterozygot und digamet,

<sup>1)</sup> Als I = Intermediäre bezeichne ich in dieser Studie alle morphologisch erkennbaren sexuellen Zwischenstufen wie: laterale Hermaphroditen, Indifferente und Tiere, deren Ovarien in Auflösung begriffen sind, ohne daß jedoch schon Spermatogonien zu finden sind. Ferner zähle ich dazu die „Hertwigschen Intermediären“ (Abb. D, S. 45).

<sup>2)</sup> Herrn Prof. Fr. Zschokke und seinen Wandergefährten danke ich auch an dieser Stelle für die Übersendung dieses schönen Materials.

so ergeben sich bei den möglichen Kombinationen die folgenden Erwartungen.

1. Annahme: männliche Digametie.

a) Kombination beliebiger Weibchen mit Männchen differenzierter Rasse.

$$\begin{array}{l} P: \text{♀ FFMM} \times \text{♂ FfMM} \\ \hline F_1: \text{FFMM und FfMM} \\ \quad 1 \text{ ♀ (od. I)} : 1 \text{ ♂} \end{array}$$

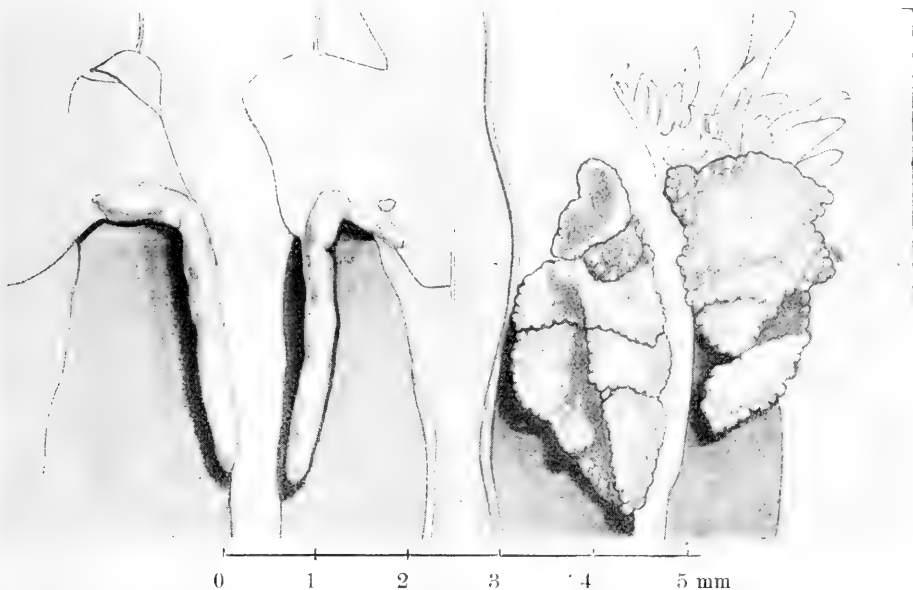


Fig. D. *Rana esculenta* des zweiten Lebensjahres. l.: Keimdrüse (Ovar!) eines intermediären Fröschchens von 2,9 cm Länge. r.: typisches Ovar eines Weibchens von 2,5 cm Länge. (Der Fettkörper der rechten Seite ist entfernt, um den Eileiter besser sichtbar zu machen.) Mit dem Zeichenapparat entworfen.

d. h.: Die Männchen differenzierter Rasse geben mit allen Weibchen (diff. od. undiff.) stets im Verhältnis von 1:1 differenzierte Nachkommenschaften.

b) Kombination beliebiger Weibchen mit Männchen undifferenzierter Rasse.

$$\begin{array}{l} P: \text{♀ FFMM} \times \text{♂ FFMM} \\ \hline F_1: \text{FFMM} \\ \quad \text{♀ (od. I)} \end{array}$$

d. h.: Die Männchen undifferenzierter Rasse liefern stets uniforme Nachkommenschaften.

c) Die Weibchen (diff. wie undiff. Rasse!) geben differenzierte oder uniforme Nachkommengenerationen, je nachdem sie mit Männchen differenzierter oder undifferenzierter Rasse gekreuzt werden.

Diesen Voraussetzungen entsprechen nun die Bastardierungsresultate, die Richard Hertwig 1912 mitgeteilt hat, nach allen drei Richtungen.

So ergab z. B. ein bestimmtes Männchen (d) mit drei Weibchen ( $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $\gamma$ ) stets annähernd 50%  $\sigma$  und 50%  $\varphi$  nämlich:

$$\begin{array}{rcl} \varphi \alpha \times \sigma d & = & 50 \varphi + 52 \sigma \\ \varphi \beta \times \sigma d & = & 142 \varphi + 140 \sigma \\ \varphi \gamma \times \sigma d & = & 68 \varphi + 67 \sigma \\ \hline & & 260 \varphi + 259 \sigma \end{array}$$

Ein anderes Männchen (a) lieferte mit den gleichen drei Weibchen uniforme  $F_1$ , nämlich:

$$\begin{array}{rcl} \varphi \alpha \times \sigma a & = & 1 \varphi + 64 I + 3 \sigma \\ \varphi \beta \times \sigma a & = & 109 I \\ \varphi \gamma \times \sigma a & = & 41 I + 1 \sigma \\ \hline & & 1 \varphi + 214 I + 4 \sigma \end{array}$$

Das Auftreten einiger Männchen und Weibchen neben 214 Indifferenten ist zweifellos durch entwicklungsphysiologische Verhältnisse bedingt. Es ist ja stets zu berücksichtigen, daß das Geschlechtsverhältnis erst nach der Metamorphose festgestellt wird!

Gehen wir jedoch von der gegenteiligen Annahme aus, die Weibchen der differenzierten Rassen seien das digametische Geschlecht, dann ergeben sich die gegengleichen Konsequenzen.

## 2. Annahme: weibliche Digametie.

a) Kombination differenzierter Weibchen mit beliebigen Männchen.

$$\begin{array}{l} P: \varphi \text{ FFMm} \times \sigma \text{ FFMM} \\ \hline F_1: \text{ FFMm und FFMM} \\ 1 \varphi : 1 \sigma \text{ (od. I)} \end{array}$$

d. h.: Es müßte Weibchen geben, die mit allen Männchen (diff. und undiff.) aufgespaltene  $F_1$ -Generationen liefern. — In Serienversuchen hat man nie solche Weibchen gefunden.

b) Kombination undifferenzierter Weibchen mit beliebigen Männchen.

$$\begin{array}{l} P: \varphi \text{ FFMM} \times \sigma \text{ FFMM} \\ \hline F_1: \text{ FFMM} \\ \sigma \text{ (od. I)} \end{array}$$



d. h. Weibchen undifferenzierter Rasse müßten mit sämtlichen Männchen nur uniforme Nachkommen ergeben. — Auch hier widersprechen die Versuchsergebnisse der Erwartung.

c) Ferner müßte nun ein und dasselbe Männchen differenzierte oder uniforme  $F_1$ -Generationen liefern, je nachdem es mit Weibchen differenzierter oder undifferenzierter Rasse gekreuzt wurde. — Wie den oben aufgeführten Resultaten zu entnehmen war, geben aber in Wirklichkeit die Männchen den Ausschlag bei der Bestimmung des sexuellen Charakters der Nachkommen.

Hertwigs Bastardierungsexperimente, die im nächsten Kapitel ausführlicher dargestellt werden, haben eine mehrfache Bestätigung für die Annahme männlicher Digametie geliefert, während keine der Serien dem zweiten Fall — weibliche Digametie — entspricht. Die **Heterozygotie des männlichen Geschlechts** differenzierter Rassen ist damit bewiesen.

Schlußfolgerungen: Wir kommen zu dem bemerkenswerten Resultat, daß die Geschlechtsbestimmung bei den Fröschen nach zwei verschiedenen Modi erfolgt.

1. Bei den differenzierten Rassen sind die Männchen heterozygot. Ein Erbmechanismus entscheidet über das Geschlecht; das Geschlecht wird vererbt, es ist im befruchteten Ei schon festgelegt.

2. Bei den undifferenzierten Rassen erfolgt der Entscheid auf Grund physiologischer Faktoren bald früher, bald später im Verlaufe der individuellen Entwicklung. Die jungen Tiere sind in der Regel noch Neutra — sie werden Intermediäre genannt. Ihre sexuelle Differenzierung vollzieht sich oft erst im zweiten oder dritten Lebensjahre.

### III. Die quantitativen Variationen der Geschlechtsfaktoren.

Die Geschlechtsbestimmung durch Erbfaktoren, welche im Reduktionsprozeß ungleich auf die Gameten resp. Sporen verteilt werden, ist nur ein Grenzfall. Ein erstes Mal finden wir ihn bei niederen Pflanzen vom Typus diöcischer Moose wie *Sphärocarpus*, wo er männliche und weibliche Haplonten liefert, ein zweites Mal bei höheren, meist gonochoristischen Pflanzen und Tieren, wo das eine Geschlecht männchenbestimmende und weibchenbestimmende<sup>1)</sup> Gameten erzeugt. Im letzten

<sup>1)</sup> Wir dürfen uns in Kürze wohl so ausdrücken, trotzdem in besonderen Fällen die „weibchenbestimmende“ Gamete kein Weibchen liefert (und gegengleich), wie Morgan (1916) überzeugend dargelegt hat.

Falle ist eine doppelte Ausprägung möglich. Der Abraxastypus ist gekennzeichnet durch weibliche Digametie und männliche Homogametie. Beim Drosophilatypus sind dagegen die Männchen digametisch und die Weibchen homogametisch.

Bei den Zwittern und den Gonochoristen mit metagamer Geschlechtsbestimmung erfolgt jedoch die Entscheidung unabhängig vom Reduktionsmechanismus. Sie repräsentieren also einen zweiten Geschlechtsbestimmungsmodus, der sich dadurch kennzeichnet, daß nur eine Sorte von Spermien und nur eine Sorte von Eiern gebildet wird. Auch hier finden wir eine Ausprägung in zwei Typen. Ich unterscheide sie als Monöciatypus (er umfaßt die primären Zwitter) und Diöciatypus (dazu gehören die Gonochoristen mit metagamer Geschlechtsbestimmung). Diese Typen unterscheiden sich nicht in bezug auf die Faktoren F und M, sondern durch einen weiteren Faktor, welcher bei den Gonochoristen die Unterdrückung des andern Geschlechts bewirkt. Nach meinen Beobachtungen wirkt er bei den Fröschen in der Weise, daß die männliche Keimdrüse stets die weibliche zur Degeneration bringt. Das Studium von mehreren hundert Zwitterdrüsen hat ergeben, daß sowohl die Juvenil- als auch die Adulthermaphroditen sich schließlich in reine Männchen verwandeln. Wir befassen uns in der vorliegenden Studie nicht weiter mit diesem Faktor, der nur bei Kreuzungen zwischen Monöcia und Diöcia eine augenfällige Rolle spielt.

Die vergleichende Betrachtung der Sexualverhältnisse bei höheren Pflanzen und Tieren ergibt, daß der Monöciatypus der ursprünglichere ist. Aus ihm ist phylogenetisch der Diöciatypus abzuleiten. Die weitere Entwicklung kann zwei verschiedene Wege einschlagen. Der eine führt zum Abraxas- der andere zum Drosophilatypus.

Die Bedeutung der Frösche für das Problem der Geschlechtsvererbung beruht nun darin, daß sie Übergangsformen zwischen dem Diöcia- und dem Drosophilatypus darstellen.

Es liegt hier ein Fall von multiplem Allelomorphismus oder von quantitativer Variation in dem Sinne vor, daß der zweite F-Faktor der Männchen von den undifferenzierten zu den differenzierten Rassen fortschreitend immer schwächer erscheint. Die Übergänge mögen sehr fein sein, so daß wir Klassen bilden müssen. Wählen wir fünf Stufen der Reduktion, so hat F der Reihe nach die Werte von F,  $\frac{4}{5}$  F,  $\frac{3}{5}$  F,  $\frac{2}{5}$  F,  $\frac{1}{5}$  F, 0.

Aber wenn der eine F-Faktor schwach ist (nämlich derjenige, der stets im männlichen Geschlecht bleibt), so sind die andern (die bei gleicher Geschlechterzahl durchschnittlich zweimal im weiblichen Geschlecht sich entfalten und einmal im männlichen latent bleiben) besonders stark. Denn nur so erklärt sich, daß bei den am weitesten fortgeschrittenen Gliedern der vorliegenden phylogenetischen Reihe — nämlich bei den differenzierten Rassen — das homozygote Geschlecht nicht mehr intermediär, sondern weiblich ist.

Man wird nur auf Grund umfangreicher experimenteller Erfahrungen einmal genau bestimmen können, welche Verstärkung die bleibenden F-Faktoren erfahren, während die Reduktion des verschwindenden Faktors  $\frac{1}{5}$  seines ursprünglichen Wertes (oder des Wertes von M) beträgt. Wenn ich dafür  $\frac{1}{15}$  setze, so sprechen die bisherigen Erfahrungen wenigstens nicht dagegen und eine theoretische Überlegung kann diese vorläufige Annahme vielleicht besonders gerechtfertigt erscheinen lassen. Die Erbformel der Frösche schreiben wir nach den bisherigen Ausführungen ganz allgemein wie folgt:

$$\text{♀} = \text{FFMM} \quad \text{♂} = \text{FfMM}.$$

Dabei kann f je nach der Rasse verschiedene Werte zwischen  $= F$  (ursprünglicher Wert!) und  $= 0$  haben. Das Weibchen liefert also nur Gameten FM, das Männchen dagegen zu gleichen Teilen FM und fM. Bei der Befruchtung kommen demnach dreimal so viele Gameten FM zur Verschmelzung als Gameten fM. Nun ergeben die Bastardierungsexperimente Hertwigs, die wir sogleich in ihrer Gesamtheit betrachten werden, daß F stets um so stärker ist, je schwächer f ist. Mit andern Worten: Von den beiden Spermiesorten eines Männchens ist die eine um so stärker weibchenbestimmend, je mehr die andere männchenbestimmend wirkt; die Eier der Weibchen differenzierter Rassen haben eine stärkere weibliche Tendenz als die von undifferenzierten Rassen. Es besteht demnach eine mehr oder weniger strenge Korrelation zwischen der Reduktion von f und der Verstärkung von F. Worauf mag sie beruhen? — Auf den äußern Faktoren, die bei der phylogenetischen Entwicklung der differenzierten Rassen beteiligt sind, kaum. Denn es ist nicht einzusehen, wie z. B. klimatische Faktoren auf F und f entgegengesetzt einwirken sollten. Es scheint mir wahrscheinlich, daß die Korrelationserscheinung damit zusammenhängt, daß F im Verlaufe der Generationen durchschnittlich zweimal im weiblichen Geschlecht patent wird und nur einmal im männlichen

latent bleibt, während  $f$  im gleichen Zeitintervall dreimal im männlichen Geschlecht latent bleibt. Setzen wir voraus, die einmalige Latenz bewirke eine Abschwächung des Geschlechtsfaktors  $= a$ , Patenz dagegen eine entsprechende Verstärkung, dann muß im gleichen Zeitintervall, das für  $f$  eine Abschwächung  $= 3a$  bewirkt  $F$  eine Verstärkung von  $2a - a = a$  erfahren. Die Verstärkung von  $F$  ist gleich  $\frac{1}{3}$  der Reduktion von  $f$ . Während also  $f$  eine Reduktion von  $\frac{1}{5} F$  erfährt, erhält  $F$  die Verstärkung von  $\frac{1}{15} F$ . Der oben aufgestellten fallenden Reihe von  $f$  entspricht demnach die folgende steigende von  $F$ :

$$F, \frac{16}{15} F, \frac{17}{15} F, \frac{18}{15} F, \frac{19}{15} F, \frac{20}{15} F.$$

Multiplizieren wir nun, um ganze Zahlen zu bekommen, sämtliche Faktoren mit  $15^1$ ), so erhalten wir in den beiden Reihen die folgenden zusammengehörigen Klassenwerte der Weiblichkeitsfaktoren:

I	II	III	IV	V	VI
15 F	12 F	9 F	6 F	3 F	0
15 F	16 F	17 F	18 F	19 F	20 F

Der Männlichkeitsfaktor, mit dem gleichen Maß gemessen, hat stets den Wert 15 M.

In der folgenden Tabelle sind die Konstitutionen der sechs Klassen, die fortlaufend vom Diöcia- zum Drosophilatypus führen, zusammengestellt. Die unterste Reihe enthält für Weibchen und Männchen einer jeden Klasse die Differenz aus den Weiblichkeits- und Männlichkeitsfaktoren. (Den Wert der Differenzen schreibe ich jeweils hinter das Zeichen des stärkeren Faktorenpaares; also  $F_2, F_4$  usw. resp.  $M_2, M_4$  usw.)

I		II		III		IV		V		VI	
♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂
15 F 15 M	15 F 15 M	16 F 15 M	16 F 15 M	17 F 15 M	17 F 15 M	18 F 15 M	18 F 15 M	19 F 15 M	19 F 15 M	20 F 15 M	20 F 15 M
15 F 15 M	15 F 15 M	16 F 15 M	12 F 15 M	17 F 15 M	9 F 15 M	18 F 15 M	6 F 15 M	19 F 15 M	3 F 15 M	20 F 15 M	— 15 M
—	—	F <sub>2</sub>	M <sub>2</sub>	F <sub>4</sub>	M <sub>4</sub>	F <sub>6</sub>	M <sub>6</sub>	F <sub>8</sub>	M <sub>8</sub>	F <sub>10</sub>	M <sub>10</sub>
undifferenzierte Rassen				differenzierte Rassen							
epistatisches Minimum = 3,5.											

<sup>1)</sup> Anders ausgedrückt: Statt der Stärke des Faktors  $M$  (oder des ursprünglichen Wertes von  $F$ ) wählen wir eine 15mal kleinere Größe als Einheitsmaß.

Irgendwo zwischen den Klassen I und VI muß die Grenze liegen, welche die undifferenzierten von den differenzierten Rassen trennt. Unterhalb dieser Grenze sind die Differenzen zwischen den Faktoren F und M zu gering, als daß sie von sich aus und ohne Unterstützung durch metagame Einwirkungen die Geschlechtsdifferenzierung zu bewirken vermöchten. Oberhalb dieser Grenze dagegen genügen die genotypischen Unterschiede, um überall, wo stärkere entwicklungsphysiologische Störungen ausbleiben, die Geschlechtsnorm entstehen zu lassen. Eine exakte Methode, diese Grenze zu berechnen, fehlt uns. Nach Abwägung aller Erfahrungen legte ich sie zwischen die Klassen II und III (etwas näher dem Klassenmittel von III), und wählte als epistatisches Minimum 3,5 quantitative Einheiten<sup>1)</sup>. So groß oder größer sei also bei differenzierten Rassen die Differenz zwischen den F- und M-Faktoren.

Es ist nicht wahrscheinlich, daß bei einer Spezies die ganze Skala der Klassen sich finden wird. Bei *Rana esculenta* können nach Hertwigs Bastardierungsexperimenten vorläufig die Klassen II—IV festgestellt werden. Aus Münchens Umgebung stammen die Klassen II und III, von Florenz III und IV. Leider konnten von den Florentinerrassen bisher nur Männchen zu den Bastardierungen herangezogen werden.

Die Tabelle Seite 52 enthält alle die möglichen Bastardierungsergebnisse zwischen den Klassen I—VI. Die Vertikalkolonnen enthalten die Kombinationen einer Männchenklasse mit den sechs Weibchenklassen. Die Horizontalkolonnen ebenso die Kombinationen einer Weibchenklasse mit den sechs Männchenklassen.

Innerhalb des stark gezogenen Quadrats liegen die Kombinationen der Klassen II—IV, die für die Interpretation unseres Falles in Betracht fallen.

Es ist ohne weiteres ersichtlich, daß alle Kombinationen rechts vor der schraffierten Grenze die Sexualnorm 50% ♀ + 50% ♂ ergeben. Die links von der Doppellinie liefern 100% I. Das Dreierfeld oben (wagerecht schraffiert) enthält die interessanten Kombinationen, welche je zur Hälfte I und ♂ ergeben. Das senkrecht schraffierte Sechserfeld unten enthält das gegengleiche Resultat: 50% ♀ + 50% I.

Es ist vollständig klar, daß Einzelversuche keine sichere Auskunft über die Konstitution bestimmter Tiere zu geben vermögen. Die Probe auf die Richtigkeit einer Annahme muß bei genetischen Experimenten

<sup>1)</sup> Das epistatische Minimum beträgt also  $\frac{3,5}{15}$  des Männlichkeitsfaktors oder  $\frac{3,5}{15}$  des Ausgangswertes des Weiblichkeitsfaktors.

	♂ I	♂ II	♂ III	♂ IV	♂ V	♂ VI
♀ I	—, —	$F_{11}, M_9$	$F_{21}, M_6$	$F_{31}, M_0$	$F_{41}, M_{12}$	$F_{51}, M_{15}$
♀ II	$F_{11}, F_1$	$F_{21}, M_2$	$F_{31}, M_6$	$F_{41}, M_8$	$F_{61}, M_{11}$	$F_{61}, M_{14}$
♀ III	$F_{21}, F_2$	$F_{31}, M_1$	$F_{41}, M_4$	$F_{51}, M_7$	$F_{61}, M_{10}$	$F_{71}, M_{13}$
♀ IV	$F_{31}, F_3$	$F_{41}, M_0$	$F_{51}, M_8$	$F_{61}, M_6$	$F_{71}, M_9$	$F_{81}, M_{12}$
♀ V	$F_{41}, F_4$	$F_{51}, F_1$	$F_{61}, M_2$	$F_{71}, M_6$	$F_{81}, M_8$	$F_{91}, M_{11}$
♀ VI	$F_{51}, F_5$	$F_{61}, F_2$	$F_{71}, M_1$	$F_{81}, M_4$	$F_{91}, M_7$	$F_{101}, M_{10}$

in der Regel die  $F_2$ -Generation liefern. Bei den Fröschen wäre dieses Verfahren mühevoll und langwierig. Eine andere Prüfung führt hier viel rascher zum Ziel: der Serienversuch. Die Leichtigkeit, mit der bei Fröschen die künstliche Befruchtung ausgeführt werden kann, ermöglicht es, Eier des gleichen Weibchens mit dem Sperma verschiedener Männchen zu besamen und umgekehrt das Sperma eines Männchens zur Befruchtung mehrerer Eisorten zu verwenden. Ein ♀ II gekreuzt mit ♂ II, III, IV muß dann der Reihe nach die Resultate liefern:

$$(100 \text{ I}), \quad (50 \text{ I} + 50 \text{ ♂}), \quad (50 \text{ ♀} + 50 \text{ ♂}).$$

Dem entspricht die Hertwigsche Serie:

$$\frac{\text{♀ } \alpha \times \text{♂ } a}{1 \text{ ♀} + 64 \text{ I} + 3 \text{ ♂}}, \quad \frac{\text{♀ } \alpha \times \text{♂ } b}{69 \text{ I} + 54 \text{ ♂}}, \quad \frac{\text{♀ } \alpha \times \text{♂ } d}{50 \text{ ♀} + 52 \text{ ♂}}.$$

Nun ist auch die Konstitution der Männchen a, b und d festgelegt. In allen weiteren Kreuzungen müssen sie sich dementsprechend verhalten und also mit einem ♀ III liefern:

$$(100 \text{ I}), \quad (50 \text{ ♀} + 50 \text{ ♂}), \quad (50 \text{ ♀} + 50 \text{ ♂}).$$

Das stimmt in der Tat, denn es liefern:

$$\frac{\text{♀ } \beta \times \text{♂ } a}{109 \text{ I}}, \quad \frac{\text{♀ } \beta \times \text{♂ } b}{34 \text{ ♀} + 52 \text{ ♂}}, \quad \frac{\text{♀ } \beta \times \text{♂ } d}{142 \text{ ♀} + 140 \text{ ♂}}.$$

Mit ♀ IV müßten die gleichen Männchen wiederum neue charakteristische Verhältnisse ergeben. Wie bereits erwähnt, fehlen in Hertwigs Versuchen die Florentiner Weibchen und damit auch diese Kombinationen.

Je zahlreicher die parallelen Linien sind, desto sicherer wird die Interpretation. In der besprochenen Serie befinden sich außer den erwähnten Tieren noch ein weiteres ♂ III (c) und ein ♀ III (γ). Die folgende Tabelle enthält das Gesamtergebnis.

		Klasse II	Klasse III		Klasse IV
		♂ a	♂ b	♂ c	♂ d
Klasse II	♀ α	1 ♀ + 64 I + 3 ♂	69 I + 54 ♂	1 ♀ + 71 I + 54 ♂	50 ♀ + 52 ♂
Klasse III	♀ β	109 I	34 ♀ + 52 ♂	97 ♀ + 112 ♂	142 ♀ + 140 ♂
	♀ γ	41 I + 1 ♂	114 ♀ + 21 I + 162 ♂	114 ♀ + 41 I + 162 ♂	68 ♀ + 67 ♂

Wie in diesem Falle, so bewährt sich unsere Interpretation auch im zweiten Hertwigschen Serienversuch. Er bezieht sich auf zwei

♀ II, ein ♀ III, zwei ♂ II und drei ♂ III. Die folgende Tabelle enthält diese Kreuzungsergebnisse.

		Klasse II		Klasse III		
		♂ e	♂ f	♂ g	♂ h	♂ i
Klasse II	♀ δ	31 I + 1 ♂ <sup>1)</sup>	220 I + 5 ♂ <sup>1)</sup>	44 I + 40 ♂	127 I + 160 ♂	178 I + 69 ♂
	♀ ε	99 I <sup>1)</sup>	—	98 I + 102 ♂	—	165 I + 70 ♂
Klasse III	♀ φ	11 ♀ + 190 I + 3 ♂ <sup>2)</sup>	19 ♀ + 130 I + 3 ♂	52 ♀ + 2 I + 52 ♂	79 ♀ + 3 I + 67 ♂	101 ♀ + 111 ♂

Wir wollen schließlich nicht unterlassen, auf die Möglichkeiten der Analyse der Intermediären hinzuweisen. Nach unserer Interpretation besitzen die undifferenzierten Froschrassen bereits eine genotypische Differenzierung im Verhältnis von 1:1. Nämlich in Tiere mit überwiegenden F- oder M-Faktoren, ohne daß die Differenz das epistatische Minimum erreicht. Unter optimalen Kulturbedingungen liefern sie morphologisch identische Intermediäre. Es ist aber zu erwarten, daß metagame Faktoren die Hälfte mit überwiegendem M leichter in Männchen um-

Anmerkungen zu den beiden Tabellen über Hertwigs Serienbastardierungen. Wer die vorstehenden Tabellen mit denen in Hertwigs Arbeit (1912, S. 90) vergleicht, wird einige Abänderungen bemerken.

<sup>1)</sup> In den drei Kreuzungen zwischen ♀ II und ♂ II in der 2. Serie sind die hier mit I bezeichneten Tiere von Hertwig als ♀ dargestellt. Im Text (S. 90) sagt er über die Keimdrüsen dieser Fröschen, sie „besaßen Ovarien von einer ganz außergewöhnlichen Beschaffenheit; dieselben bildeten nicht wie sonst breite, krausenartig gefaltete, grobkörnige Blätter, sondern zylindrische oder wurstförmige schwach gewundene Wülste mit glatter Oberfläche. Die Ursache des abweichenden Aussehens der Geschlechtsdrüse war dadurch bedingt, daß die Eier erheblich kleiner waren . . . .“. Aus dieser Beschreibung geht jedenfalls hervor, daß es sich noch nicht um Vollweibchen handelt; mir scheint es praktisch zu sein, alle Zwischenstufen, auch wenn sie morphologisch dem einen Geschlecht näher stehen als dem anderen, von den typischen ♂ und ♀ zu sondern (vergl. auch W. 1914b, S. 16 u. Anm. S. 22).

<sup>2)</sup> Hier steht bei Hertwig 3 ♂: 1 I + 64 ♀. Da wieder die Kreuzung ♀ II × ♂ II vorliegt, mag es sich um den gleichen Fall handeln. Wahrscheinlich aber liegt ein Druckfehler vor, wie mit ziemlicher Sicherheit aus dem Text, S. 89, Zeile 20—22, hervorgeht. Dem entspricht unsere Darstellung.

<sup>3)</sup> In Hertwigs Tabelle steht 42 ♂: 190 I + 11 ♀; auf S. 88 dagegen ist das gleiche Kreuzungsergebnis mitgeteilt als 3 ♂: 190 I: 11 ♀. Die Verbesserung der Druckfehler 2) und 3) erfolgte schon 1914 (b) im Einverständnis mit Hertwig.



zuwandeln vermögen als die andere Hälfte. Das ist in der Tat der Fall. Wir erwähnten bereits die Kultur B, welche bei 20° nur Weibchen lieferte, während die sechs parallelen Kalt-Warm-Gruppen auch Männchen ergaben. Von der vierten Gruppe fixierte ich am 60. Tage (kurz nach der Metamorphose) 40 Fröschen. Davon waren 38 ♀ und 2 ♂. Am 140. Tage fixierte ich die 10 letzten Tiere; es waren 4 ♀ und 6 ♂. Davon besaß nur eines typische Hoden, die anderen ließen noch die Entstehung durch Umwandlung aus Ovarien erkennen. Das Resultat ist offenbar so zu verstehen, daß die Kulturbedingungen der Kalt-Warm-Gruppen genügten, um die Hälfte mit überwiegendem M in Männchen zu verwandeln und so die Differenzierung zu bewirken, die bei 20° ausblieb. Auf einem anderen Wege hat neuerdings Richard Hertwig diese den Schwellenwert nicht erreichenden Differenzen sichtbar gemacht. Bei einem Überreifeexperiment mit einer undifferenzierten Rasse ergab nämlich die Normalkultur ausschließlich I. Die Überreifegeschwister dagegen waren schon auf frühem Stadium in 50% I und 50% ♂ differenziert. Später zeigte sich die Überreifewirkung auch an den Intermediären; sie verwandelten sich nachträglich ebenfalls in Männchen.

Wir sind der Überzeugung, daß nunmehr die Grundprinzipien der Vererbung und der Entwicklungsphysiologie des Geschlechts der Frösche klargelegt sind. Die endgültige Lösung der Einzelprobleme — die ich nicht einzeln zu nennen brauche — wird noch viel Arbeit erfordern. Manches wird an andern Objekten erfolgreicher in Angriff genommen werden können. Ähnliche Verhältnisse wie bei den Fröschen sind unter den niederen Wirbeltieren weit verbreitet. Wir erinnern an die zahlreichen und mannigfaltig abgestuften Fälle von Hermaphroditismus bei Fischen. Wir weisen besonders hin auf die schöne Arbeit von Grassi (1919). Nach seinen Untersuchungen verläuft die Entwicklung der Keimdrüsen des Aales und ihre geschlechtliche Differenzierung in ähnlicher Weise, wie die der Frösche. Grassi hat sich auch in der Bewertung seiner Ergebnisse unserer Auffassung angeschlossen.

Ebenso schließen sich hier die Sexualverhältnisse der höheren Wirbeltiere, namentlich der Säuger an. Sie haben sich offenbar weiter nach dem *Drosophilatypus* hin entwickelt.

Die Erbanalyse der Geschlechtsfaktoren erhält nun noch eine wichtige Ergänzung durch die Untersuchungen über die Chromosomenverhältnisse bei *Rana temporaria*. Ein unpaares Chromosom (Heterochromosom; xo-Typus der Geschlechtschromosomen) darf nicht vorkommen, wenn unsere bisherigen Ausführungen mit der Chromosomen-

lehre sich vertragen sollen. Allenfalls könnte vielleicht, besonders bei differenzierten Rassen, ein Idiochromosomenpaar vorhanden sein (xy-Typus). Eine bestimmte Erwartung in dieser Richtung zu hegen, sind wir aber kaum berechtigt.

## B. Zytologische Untersuchungen.

### IV. Die Chromosomen von *Rana temporaria*.

Die Chromosomenverhältnisse der Batrachier und besonders der Frösche sind schon oft untersucht worden, blieben aber wegen der großen technischen Schwierigkeiten unvollständig aufgeklärt. Levy und Swingle glaubten, Heterochromosomen bei Männchen nachgewiesen zu haben, ersterer beim Wasserfrosch, letzterer beim amerikanischen Ochsenfrosch. Swingle hat unterdessen seine Angaben wieder zurückgezogen. Nach den Bildern und Photographien Levys scheint mir nicht ausgeschlossen, daß auch seine Darstellung auf einem Irrtum beruht. An einem günstigen amerikanischen Objekt hat Goldschmidt festgestellt, daß die Chromosomenzahl beim Männchen  $2 \times 13$  beträgt.

Bestimmte Angaben über die Chromosomenzahl im Froschei fehlten bisher. Bei *Bufo* hat H. King  $2 \times 12$  gezählt.

Schon in den Jahren 1912 und 1913 hatte ich mich mit der Spermatogenese der Grasfrösche beschäftigt. Seit 1918 habe ich diese Untersuchungen weiter geführt und 1920 auch die Orogenese in Angriff genommen. Ich werde hier nur über die Chromosomenverhältnisse, soweit sie uns im Zusammenhang mit der vorangehenden Erbanlage interessieren können, kurz referieren und verweise im übrigen auf die ausführliche zytologische Arbeit, die ich demnächst werde abschließen können.

#### a) Die Chromosomenzahl im Ei.

Die Untersuchung der Orogenese ergab  $2 \times 13$  Chromosomen. Wie die Fig. E 3 zeigt, sind sie ziemlich gut individualisiert und können in zwei Gruppen von 8 kleinen und 5 großen eingeteilt werden. Aber innerhalb dieser Gruppen ergeben sich wiederum charakteristische Unterschiede. Ich konnte vorläufig 19 Metaphasen der zweiten Reifeteilung auszählen; alle besitzen die 13 Chromosomen. Besonders wichtig ist der Fall Fig. E 1, 2, wo gleichzeitig auch die Chromosomen des (ersten) Reduktionskörpers gezählt werden konnten. Hier wie in der Spindel sind 13 Elemente vorhanden. Wenn der Schnitt parallel zur Spindel gelegt ist, so erkennt man, daß alle 13 Elemente bivalent sind. (Das

unterste große Chromosom der Fig. E 2 liegt nicht im gleichen Schnitt wie die übrigen. Offenbar ist es durch das Messer auch aus seiner normalen Lage gedreht worden.) Das Resultat der zweiten Reifeteilung auszuzählen ist mir bisher noch nicht gelungen. Doch kann nach der Feststellung der Doppelnatur der Chromosomen in der Metaphase kein

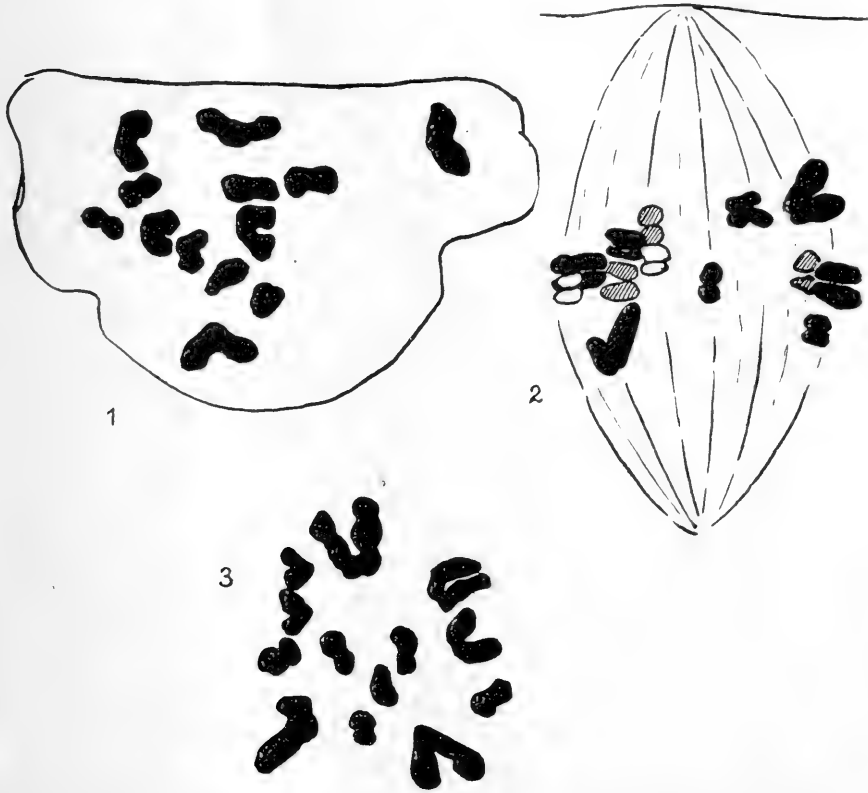


Fig. E. Zweite Reifeteilung im Ei von *Rana temporaria*. (Die Figg. E—H sind mit dem Abbeschen Zeichenapparat gezeichnet; Vergr. ca. 3400.)

Zweifel darüber bestehen, daß sowohl der Reduktionskörper als auch der Eikern 13 einwertige Chromosomen erhalten.

b) Die Chromosomenzahl der männlichen Keimzelle.

Die Herstellung der männlichen Chromosomenzahl bereitete mir zuerst die größten Verlegenheiten, weil ich in der Äquatorialplatte der ersten Reifeteilung bald 14 bald nur 13 Elemente zählte. Die Sache

löste sich folgendermaßen. Bei seitlicher Ansicht dieses Stadiums erkennt man, daß die Paarlinge des Chromosoms zehnter Größe bereits weit auseinander gerückt sind, während die andern noch dicht beisammen liegen (Fig. F, 2 und 3 X). Es handelt sich dabei um ein ganz regelmäßiges Verhalten. In Polansichten solcher Spindeln kann man stets bei hoher Einstellung den einen Partner sehen, bei tiefer den andern (Fig. F 4—6). Die Chromosomenzahl beträgt also auch hier  $2 \times 13$ .

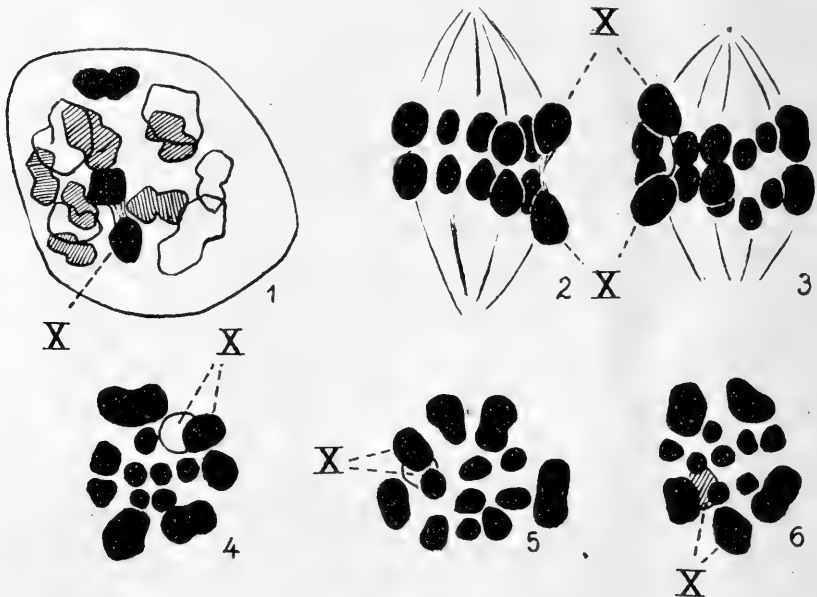


Fig. F. Erste Reifeteilung im Hoden von *Rana temporaria*. Prophase und Metaphase.

Das Sonderverhalten des zehnten Chromosoms läßt sich noch weiter zurück verfolgen. Wenn am Ende der Pseudoreduktion die bivalenten Chromosomen im Kernbläschen deutlich hervortreten, dann zählt man oft 14 Elemente und gelegentlich kann man auch das locker verbundene zehnte Chromosomenpaar identifizieren (Fig. F 1).

In der Anaphase wird das zehnte Chromosom von den andern rasch eingeholt. In günstigen Präparaten von  $10 \mu$  Schnittdicke können die beiden Tochterplatten der späten Anaphase getrennt eingestellt werden. Die Figuren G 1 und 2 stellen solche zusammengehörige Platten dar. Übereinstimmend mit dem, was wir in der Ovogenese gefunden haben, zählen wir auch hier fünf große und acht kleine Chromo-

somen. Die Paarlinge X können leicht an ihrem charakteristischen Verbindungsstrang erkannt werden (in der Figur ist er nicht dargestellt: Platte 1 liegt rechts über 2).

Zwischen der ersten und der zweiten Reifeteilung liegt ein interkinetisches Ruhestadium. Die zweite Reifeteilung verläuft sehr rasch. Kaum hat sich aus dem Ruhekern die Äquatorialplatte gebildet, so weichen auch schon die Chromosomen auseinander. Die großen Chromosomen nehmen in der zweiten Reifeteilung die charakteristische, aus den somatischen Mitosen und den Reifeteilungen des Eies bekannte

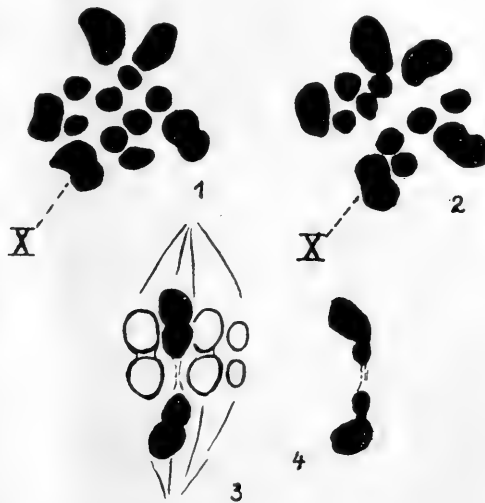


Fig. G. Erste Reifeteilung im Hoden von *Rana temporaria*. Anaphase.

Form des nach außen geöffneten Winkels an (Fig. H 1—4). Da in der spätern Anaphase und in der Telophase die Chromosomen enge zusammen rücken, war es mir bis heute nicht möglich, das Resultat der Teilung zahlenmäßig festzustellen. Dagegen können die Chromosomen etwas später in den Spermatidenkernen nochmals gezählt werden (Fig. H 10, 11). Ich habe bisher stets 13 gezählt. Doch muß ich dazu bemerken, daß diese Bestimmung keine zuverlässige ist. Denn 1. sind die Chromosomen nun außerordentlich klein und können nicht mehr mit Sicherheit individualisiert werden: 2. ist die Zählung immer nur bei einer relativ geringen Auswahl von Kernen möglich und 3. ist es nicht möglich, die zusammengehörigen Teilprodukte einer Präspmatide zu erkennen. In Seitenansichten von gut differenzierten Spindeln der

zweiten Reduktionsteilung (diejenigen der Fig. H 5 und 6 sind zu stark gefärbt und stellen das Stadium der frühesten Äquatorialplatte dar, auf dem die Chromosomen noch nicht distinkt begrenzt sind) habe ich in der Metaphase stets nur Doppelemente gefunden. Wir können also mit größter Wahrscheinlichkeit schließen, daß auch eine jede Spermatide 13 Chromosomen erhält.

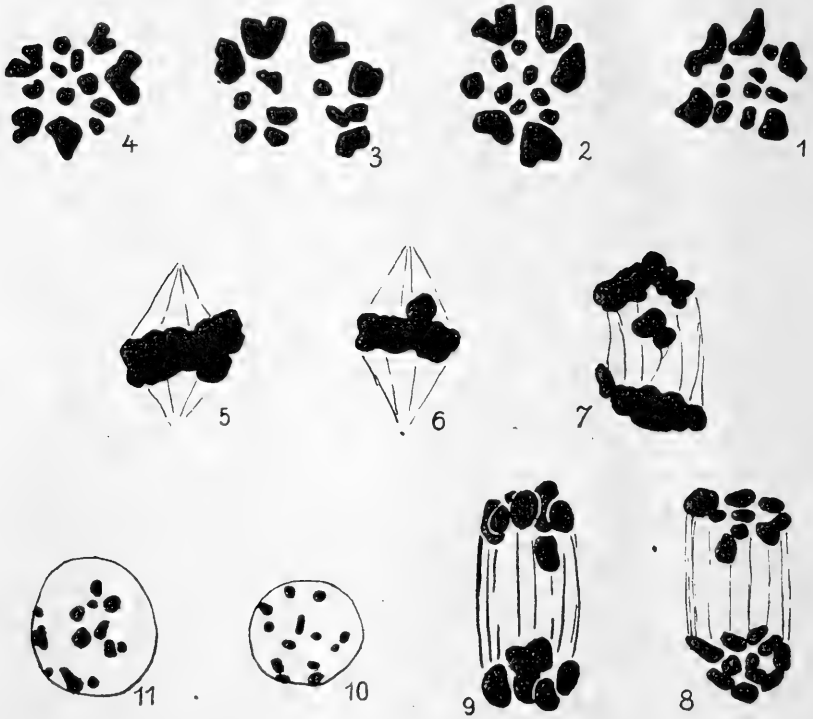


Fig. H. Zweite Reifeteilung und Spermatiden im Hoden von *Rana temporaria*.

### c) Die Geschlechtschromosomen.

Wir haben weder im weiblichen noch im männlichen Geschlecht von *Rana temporaria* ein Heterochromosom gefunden und es bleibt nun die Frage zu diskutieren, ob vielleicht ein Idiochromosomenpaar vorhanden sei. Da erinnern wir uns an das Sonderverhalten des zehnten Chromosoms im männlichen Geschlecht (in der Eireifung verhält es sich normal). Ich war zuerst geneigt, das frühzeitige Auseinanderweichen in Parallele zu setzen etwa mit dem Verhalten des xy-Paares von *Nezara*

(Wilson 1911). Die Neigung zum Konjugieren wäre allerdings für *Rana* etwas stärker und würde schon vor der ersten Reifeteilung zur paarweisen Vereinigung führen (bei *Nezara* erst vor der zweiten).

Beim genaueren Studium der Anaphase der ersten Reifeteilung würde ich dann auf Verhältnisse aufmerksam, die nach einer andern Richtung zu weisen scheinen. Während der Anaphase kann oft und besonders deutlich an den großen Chromosomen eine Zerteilung der Chromosomen wahrgenommen werden. Besonders deutlich pflegt sie beim zehnten zu sein (Fig. G 3). In der spätern Anaphase dreht sich die Längsachse dieser Diade etwas stärker von der Spindel ab, so daß man die Doppelnatur des Elements auch in Polansichten deutlich erkennt (Fig. G 1, 2). Während nun bei den Basler Fröschen, auf die sich die Fig. G 1—3 beziehen, die Diade aus zwei ungefähr gleich großen Stücken besteht, ist bei einem Froschmännchen aus Davos (dem einzigen genau untersuchten von dort) das innere Teilstück stark reduziert (Fig. G 4). Wenn die Kerbe hier das gleiche bedeutet wie z. B. bei den aus der ersten Reifeteilung des Eies hervorgehenden Doppelchromosomen — nämlich die Spaltlinie der zweiten Reifeteilung — dann müssen zwei verschiedenartige Spermatiden resultieren: die einen mit dem großen Teilstück und die andern mit dem kleinen. Die erste Reifeteilung wäre demnach (wie bei *Nezara*) in bezug auf das Geschlechtschromosom eine Äquationsteilung; die Reduktion würde erst bei der zweiten Teilung stattfinden. Die beiden schon so früh getrennten Paarlinge des zehnten Chromosoms wären Spalthälften des konjugierten Paares und nicht ganze Chromosomen, wie uns zuerst scheinen wollten.

In der frühen Metaphase der zweiten Reifeteilung des Davoser Frosches finde ich häufig aus der Äquatorialplatte nach einer Seite ein großes Chromosom vorragen, während auf der andern Seite sich meist eine kleine Lücke befindet (Fig. H 5 und 6). Die Fig. H 7 gibt eine Spindel wieder, in der sich zwischen den telophasischen Tochterplatten eine aus zwei ungleichen Stücken bestehende Diade befindet. Häufig findet man, wie in Fig. H 8 und 9 dargestellt ist, ein nachhinkendes großes Chromosom auf einer Seite der telophasischen Spindel.

Die Teilung der Diade in der zweiten Reifemitose konnte ich noch nicht verfolgen und darum möchte ich zu diesen Mitteilungen alle durch die Vorsicht gebotenen Vorbehalte machen.

Zusammenfassung: Wir können unsere bisherigen Erfahrungen dahin zusammenfassen, daß weder im weiblichen noch im männlichen Geschlecht ein Heterochromosom sich

findet; daß aber wahrscheinlich im Männchen ein Idiochromosomenpaar vorhanden ist. Es sind Anzeichen dafür vorhanden, daß das y-Chromosom bei verschiedenen Lokalrassen eine verschieden starke Reduktion erfahren hat. Die definitive Entscheidung dieser Frage muß die weitere Untersuchung ergeben.

### V. Die Geschlechtschromosomenhypothese.

In seiner achten Chromosomenstudie sagt E. B. Wilson (1911a, S. 84)<sup>1)</sup>: „In Fällen, wo kein sichtbarer Dimorphismus der Spermatischen-Nuklei nachweisbar ist, sind zwei Möglichkeiten zu erwägen, nämlich 1. daß das Weibchen das digametische Geschlecht sein kann und 2. daß das eine oder das andere Geschlecht wohl physiologisch digametisch sein kann, obgleich diese Beschaffenheit keinen sichtbaren Ausdruck in den Chromosomen findet.“

Nach den vorstehenden Untersuchungen wird man noch die dritte Möglichkeit in Betracht zu ziehen haben: daß 3. alle beiden Geschlechter physiologisch und morphologisch homogametisch sein können.

Über die Genese und die Konstitution der Geschlechtschromosomen äußert sich Wilson (1911a, S. 86 ff) folgendermaßen: „Zytologisch betrachtet, scheint der morphologische Dimorphismus der Spermatozoen durch Umwandlung eines ursprünglich einfachen Chromosomenpaares entstanden zu sein, das den anderen synaptischen Paaren vergleichbar war; aber auf jeden Fall sind Gründe für die Annahme vorhanden, daß seine beiden Glieder in bestimmter Weise hinsichtlich der Qualität des Chromatins verschieden waren, aus dem sie bestanden. Dieses Paar, welches das primitive xy-Paar genannt sein mag, hat viele Modifikationen erfahren. . . .“ „Wir wissen bis jetzt nichts Positives darüber, in welcher Weise das x-Glied des xy-Paares vom y ursprünglich verschieden war, oder jetzt verschieden ist, oder wie dieser Unterschied entstand. Eine bestimmte Antwort auf diese Frage würde wahrscheinlich die Lösung des Grundproblem des Geschlechts ergeben. Es gibt hingegen ziemlich bestimmte Gründe für die Hypothese, daß das x-Glied ein spezifisches „x-Chromatin“ enthält, das im y-Glied nicht enthalten ist, und daß das xy-Paar in dieser Hinsicht heterozygotisch ist. Wenn dem so ist, so kann die primäre geschlechtliche Differenzierung zurückgeführt werden auf eine plus- oder minus-Beschaffenheit in diesem Paar, begleitet von einem entsprechenden Unterschied in der nuklearen Konstitution der zwei Geschlechter.“

<sup>1)</sup> Dieses und die folgenden Zitate sind vom Verf. übersetzt.



„Ferner ist man auch berechtigt, die heterozygotische Beschaffenheit dieses Paares zu betrachten als bedingt durch die Anwesenheit des x-Chromatins in einem Glied eines Paares, welches homozygot in bezug auf seine anderen Konstituenten ist (oder ursprünglich war). Das letztere mag zusammenfassend als „y-Chromatin“ bezeichnet werden: und wir werden uns demgemäß das xy-Paar zur Hauptsache als ein yy-Paar vorzustellen haben, mit dessen einem Glied das x-Chromatin verbunden ist. Beide, das x- und das y-Chromatin mögen ihrerseits zusammengesetzt sein, was die Möglichkeit zahlreicher sekundärer Modifikationen gibt.“

Im folgenden sollen die Bezeichnungen x und y ausschließlich in ihrem ursprünglichen, rein morphologischen Sinne gebraucht werden, nämlich x für das Element, das im homogameten Geschlecht doppelt, im heterogameten einfach vorkommt, und y für den im heterogameten Geschlecht häufig vorkommenden Partner von x.

Aus den Erscheinungen der geschlechtsbegrenzten Vererbung hat Wilson (1911a) mit Recht geschlossen, daß im x-Chromosom außer den Geschlechtstaktoren auch somatische sein können, die oft mit dem Geschlecht in gar keiner weiteren Beziehung stehen. Durch Morgans Drosophilastudien (1916) ist die Richtigkeit dieser Annahme außer Frage gestellt, und gerade Morgans Studien berechtigen uns, das Chromatin des x-Elementes in hypothetisches „Somachromatin“ und hypothetisches „Geschlechtschromatin“ zu scheiden<sup>1)</sup>. Ersteres bezeichne ich schematisch mit  $\sigma$ ; letzteres mit  $\varphi$ , wenn es Träger des F-Faktors (d. h. im Falle weiblicher Homogametie), oder mit  $\mu$ , wenn es Träger des M-Faktors ist (also bei männlicher Homogametie: Abraxastypus). Ein Drosophila-x-Chromosom hat demnach die Zusammensetzung ( $\sigma + \varphi$ ). Bei den Fröschen dürfen wir die gleiche Zusammensetzung annehmen; immerhin wollen wir nicht unbeachtet lassen, daß die Übertragung somatischer Erbfaktoren durch das x-Element hier nicht bewiesen ist. Sollte es lediglich den Faktor F übertragen, so würde es nur aus Geschlechtschromatin ( $\varphi$ ) bestehen.

Welches ist nun die Zusammensetzung des y-Chromosoms? Wilson neigt zu der Ansicht, daß es dem Teil von x entspricht, welcher

<sup>1)</sup> In den „Compound groups“ (Wilson S. 93) kommt diese Zusammensetzung vielleicht sogar morphologisch zum Ausdruck. Aber es ist auch nicht ausgeschlossen, daß der kompakte Teil dieser Chromosomen außer Geschlechtschromatin auch Somachromatin enthält, also ein zusammengesetztes x-Element darstellt, das erst sekundär sich einem Autosom angeschlossen hat.

Träger von somatischen Merkmalen ist. Aber es ist nur „das mehr oder weniger reduzierte<sup>1)</sup> freie y-Glied des ursprünglichen Paares, während das x-Chromosom, sein Partner in der Synapsis, nicht nur das x-Chromatin enthält, sondern auch wenigstens gewisse Konstituenten des y-Chromatins enthalten mag“ (1911b, S. 265). Wenn wir also in unserer Schreibweise dem x-Element die Zusammensetzung ( $\sigma + \varphi$ ) zuschreiben, so wäre ( $\sigma'$ ) die des y-Elementes. Ein geschlechtsbegrenzt vererbter Faktor wäre wohl in ( $\sigma$ ) nicht aber in ( $\sigma'$ ) vorhanden. Wir machen darauf aufmerksam, daß man nach Wilsons Darstellung erwarten dürfte, daß es auch Fälle geschlechtsbegrenzter Vererbung gebe, mit Lokalisation des Faktors in  $\sigma'$ . Da solche Fälle noch nicht zur Beobachtung gekommen sind, so ist zu schließen, daß die Reduktionsprozesse in erster Linie das freie y-Element betreffen ( $\sigma$ )  $\sigma'$ .

Bei *Metapodius* scheint das y-Chromosom nach Wilsons Untersuchungen vollständig leer zu sein. 1916 konnte Morgan bereits 36 Faktoren im x-Chromosom von *Drosophila* lokalisieren, die alle im y-Chromosom fehlen. Dieses scheint aber doch nicht ganz leer zu sein, denn die (xo) Männchen, die in den Kulturen erhalten wurden, blieben steril. Das Fehlen von y scheint also irgendwelchen Ausfall zu bedingen.

Es ist eine auffällige Tatsache, daß an einem genetisch so sorgfältig analysierten Objekt wie die Schwammspinnerrassen, keine geschlechtsbegrenzt vererbten Faktoren gefunden wurden. Die *Lymantria*-weibchen sind in bezug auf M heterozygot, doch konnte Seiler (1914) kein morphologisches xy-Paar ausfindig machen. Das kann hier nur bedeuten, daß das y-Element noch von gleicher Größe wie das x-Element ist. Es besteht also die Möglichkeit, daß bei dieser Rasse die beiden Partner in bezug auf somatische Erbfaktoren noch gleichwertig sind. *Lymantria*-*Drosophila*-*Metapodius* stellen also wahrscheinlich eine Stufenfolge fortschreitender Reduktion des Somachromatins dar ( $\sigma' = \sigma$ ;  $\sigma' < \sigma$ ;  $\sigma' = 0$ ).

Es bleibt aber bei der Wilsonschen Auffassung des y-Elementes ganz unaufgeklärt, warum seine Reduktion erfolgt.

Ist es jedoch richtig, dem y-Element jede Beteiligung an der Geschlechtsvererbung abzusprechen? Man hat verschiedentlich die Frage geprüft, ob y nicht Erbträger für das zweite Geschlecht sein könnte. Diese Auffassung fand aber allgemeine Ab-

<sup>1)</sup> Vom Verf. gesperrt.

lehnung mit Rücksicht auf die Schwierigkeiten, die dann der Heterochromosomentypus (xo) jeder Interpretation bereitet. Neuerdings ist aber Goldschmidt (1920a) zu dieser Auffassung zurückgekehrt. Das y-Chromosom des Lymantriaweibchens soll den F-Faktor tragen, das x-Chromosom des Weibchens (und ebenso die beiden x des Männchens) den M-Faktor. Die alten Schwierigkeiten bleiben jedoch auch diesem neuen Versuch gegenüber bestehen. Seiler (1917) hat in seinen Studien an Psychiden nachgewiesen, daß der (xo) Typus auch bei Schmetterlingen vorkommt. F müßte jedoch hier ganz anders lokalisiert werden, als bei den Lymantrien. Aber auch für Goldschmidts Objekt scheinen mir die Widersprüche nicht behoben. Der Faktor F würde nach dieser Annahme ausschließlich in der weiblichen Linie bleiben. Ich bin durchaus mit Goldschmidt (S. 68) einverstanden wenn er sagt: „... es ist nichts gegen die Annahme einzuwenden, daß es (das y-Element! Verf.) seine Wirkung bereits während der Wachstumsperiode des Eies ausübt, somit sein Produkt, die spezifische Beschaffenheit des Eiprotoplasmas, für jedes reife Ei identisch ist, genau wie man es mutatis mutandis für andere sichtbare spezifische Eibeschaffenheiten auch annehmen muß.“ Die Schwierigkeiten ergeben sich bei Lymantria erst aus den Tatsachen der Intersexualität. Ich kann mir keine Vorstellung davon machen, wie nach den gemachten Voraussetzungen die männlichen Intersexen sich entwickeln sollten. Ihnen fehlt ja, da sie genetische Männchen sind, mit dem y-Chromosom die weibliche Erbmasse. Wir möchten vielleicht zur Annahme neigen, auch hier könnte es sich noch um eine Nachwirkung des y-Elementes aus der Wachstumsperiode des Eies handeln. Aber dem widersprechen m. E. dann die Tatsachen, die im Zeitgesetz der Intersexualität zusammengefaßt sind: besonders der Umstand, daß die intersexuellen Männchen sich zuerst wie typische Männchen entwickeln, und erst von einem gewissen Zeitpunkt weg als Weibchen. Der „Drehpunkt“ liegt aber um so später in der somatischen Entwicklung, je schwächer die konträre Sexualität ist. — Als strengste Konsequenz aus Goldschmidts Annahme würde sich schließlich ergeben, daß die aus genetischen Männchen durch völlige Geschlechtsumkehr entstandenen Weibchen in der Weiterzucht keine Weibchen mehr liefern können. Goldschmidt (S. 101f.) zieht diese Konsequenz nicht; offenbar darum nicht, weil er auch die Möglichkeit einer Übertragung von F durch das Eiplasma in Betracht gezogen hat. Unter dieser letzteren Voraussetzung wird F natürlich dann auch aus den Männcheneiern nicht entfernt, so daß alle die berührten Schwierigkeiten dahin fallen.

Da uns die Übersicht über die Gesamtheit des ausgedehnten Tatsachenmaterials, das von Goldschmidt gewonnen wurde, fehlt, können wir natürlich nicht einmal den Versuch einer eigenen Interpretation wagen. Was das Auftreten der Extraweibchen (S. 67 ff.) für sich allein betrachtet anbetrifft, so wäre es auch ohne weiteres durch die Annahme zu erklären, daß der (homozygote) Faktor F in einem der Autosomen liege und daß (durch Non-disjunction oder auf einem anderen Wege) atypische Eier mit zwei derartigen Autosomen gebildet werden.

Sollte das y-Element bei *Lymantria* oder bei irgend einem andern Objekt doch als Träger des Faktors des zweiten Geschlechts nachgewiesen werden, so würde das jedenfalls immer nur ein Ausnahmeverhalten bedeuten. Nicht nur ist dieser Modus beim Heterochromosomentypus ausgeschlossen; die Erfahrungen über Non-disjunction an *Metapodius* und an *Drosophila* beweisen, daß hier das y-Chromosom unmöglich diese Bedeutung haben kann.

Erinnern wir uns nun an die allgemeinen Konstitutionsformeln für die Erbfaktoren bei den Fröschen: ♀ = FFMM, ♂ = FfMM. Das Männchen ist heterozygot in bezug auf den Weiblichkeitsfaktor. Aber es handelt sich hier nicht um eine Heterozygotie im Sinne von Presence und Absence — die Allelomorphs sind nur quantitative Modifikationen ( $F > f$ ) desselben Faktors. Dementsprechend muß im Froschmännchen auch das Geschlechtschromatin in ungleichen Mengen ( $\varphi$  resp.  $\varphi'$ ) auf zwei Chromosomen verteilt sein, die in den synaptischen Prozessen als Paarlinge sich verhalten. Da bei männlicher Heterogametie der F-Faktor vom x-Element getragen wird, so ist ( $\varphi$ ) ein Bestandteil von  $\bar{x}$  und es folgt daraus, daß  $\varphi'$  ebenso einen Bestandteil von y ausmacht.

Das y-Element ist demnach ein reduziertes x-Element — nicht nur in bezug auf sein Soma- sondern auch in bezug auf sein Geschlechtschromatin. Wenn ( $\sigma + \varphi$ ) allgemein die Konstitution von x darstellt, so ist ( $\sigma' + \varphi'$ ) die allgemeine Formel für y.

Wir sind zu einer widerspruchsslosen Interpretation der Sexualverhältnisse der Frösche gekommen, indem wir sie als Mittelglieder zwischen dem Diöcia- und dem Drosophilatypus betrachteten. In dieser phylogenetischen Reihe besitzt f ursprünglich den gleichen Wert wie F und erfährt dann eine fortschreitende Reduktion bis zu seinem vollständigen Verschwinden. Die gleichen quantitativen Veränderungen muß das Geschlechtschromatin erfahren, d. h. ursprünglich (Monöcia- und

Diöciatypus) ist  $q' = q$ . Es erfährt nach und nach die Reduktion bis zum Endzustand  $\varphi' = 0$  (Drosophilatypus).

Es fehlt uns jeder Einblick in die Ursachen, welche im Zusammenhang mit  $q'$  auch  $\sigma'$  zur Rückbildung bringen. Und auch über die Beziehungen zwischen der Summe ( $\sigma' + \varphi'$ ) und der Größe des y-Elementes können wir noch nichts Bestimmtes aussagen. Die Erfahrungen an *Metapodius* und *Drosophila* scheinen darauf hinzuweisen, daß die morphologische Reduktion des y-Chromosoms beträchtlich hinter der physiologischen zurückbleibt. Wenn unsere Beobachtungen am Davoser Froschmännchen zur endgültigen Feststellung eines stärker reduzierten y-Elementes bei den differenziertesten Rassen führen sollten, dann würde das allerdings einen Fall von strengerer Korrelation darstellen.

### Literatur.

- Correns, C., 1907, Bestimmung und Vererbung des Geschlechtes. Leipzig.  
 — 1920, Eine geglückte Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses. Natur und Technik 3.  
 Goldschmidt, R., 1912, Erblchkeitsstudien an Schmetterlingen I. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs. 7.  
 — 1920a, Untersuchungen über Intersexualität. Ebenda 23.  
 — 1920b, Die quantitative Grundlage von Vererbung und Artbildung. Vorträge u. Aufsätze über Entwicklungsmech. d. Organismen. Heft 24.  
 — 1920c, Mechanismus und Physiologie der Geschlechtsbestimmung. Berlin.  
 — 1920d, Die Spermatogenese eines parthenogenetischen Frosches usw. A. f. Zellforschung 15.  
 Grassi, B., 1919, Nuove ricerche sulla storia naturale dell' Anguilla. R. Com. Talassografico Italiano. Mem. 67.  
 Hertwig, R., 1912, Über den derzeitigen Stand des Sexualitätsproblems usw. Biol. Centralbl. 32.  
 King, H., 1901, The maturation and fertilization of the egg of *Bufo lentiginosus* J. Morph. 17.  
 Kuschakewitsch, S., 1910, Die Entwicklungsgeschichte der Keimdrüsen von *Rana esculenta*. Festschr. f. R. Hertwig, Jena.  
 Levy, F., 1915, Über die Chromatinverhältnisse in der Spermatozytogenese von *Rana esculenta*. A. mikr. Anat. 86.  
 Morgan, T. H., 1911, An attempt to analyze the constitution of the chromosomes on the basis of sex-linked inheritance in *Drosophila*. J. Exp. Zool. 11.  
 — 1916, Sex-linked inheritance in *Drosophila*. Washington 1916.  
 Seiler, J., 1914, Das Verhalten der Geschlechtschromosomen bei Lepidopteren. A. Zellforschung 12.  
 — 1917, Geschlechtschromosomenuntersuchungen an Psychiden. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs. 18.  
 — 1920, Experimentelle Beeinflussung der geschlechtsbestimmenden Reifeteilung bei *Talacoporia tubulosa*. A. Zellforschung 15.

- Swingle, W., 1920, Neoteny and the Sexual-problem. Amer. Nat. 54.  
— 1921, The Germ-cells of Anurans. J. exp. Zool. 32.  
Wilson, E. B., 1911a, Studies on Chromosomes VII. J. Morph. 22.  
— 1911b, The Sex Chromosomes. A. mikr. Anat. 77.  
Witschi, E., 1913, Über Geschlechtsdifferenzierung bei *Rana temporaria*. Sitzber. Ges. f. morph. Phys. München.  
— 1914a, Experimentelle Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Keimdrüsen von *Rana temporaria*. A. mikr. Anat. 85.  
— 1914b, Studien über die Geschlechtsbestimmung bei Fröschen. Ebenda 86.  
— 1921, Der Hermaphroditismus der Frösche usw. Arch. Entwicklungsmech. 49.  
— 1921, Development of Gonads and Transformation of Sex in the Frog. Amer. Nat. 55.  
— 1921, Chromosomen und Geschlecht bei *Rana temporaria*. D. G. Vererbungswiss. Ber. 1. Jahresvers.

### Erklärung zu Tafel 1.

Wirkung extremer Temperaturen auf die Ovarien. 1 und 2: Kälteovar, zwei bis drei Monate nach der Metamorphose; reichlich Auxozytenbildung. 3 und 4: Hitzeovar, drei Wochen nach der Metamorphose; die Auxozyten verfallen der Degeneration; geringe Entwicklung der Keimdrüse, große Ovarialtaschen. 1 und 3: Vergr. 70; 2 und 4: Vergr. 320 (Phot. D. Scharschawsky).

---

# Deutsche Gesellschaft für Vererbungswissenschaft.

## 2. Jahresversammlung.

Die 2. Jahresversammlung der Gesellschaft findet vom 25.—27. Sept. d. J. in Wien statt. Wie im vergangenen Jahre ist auch dieses Mal wieder für jeden Tag zunächst ein größeres zusammenfassendes Referat vorgesehen. Am ersten Tage wird Prof. Baur-Berlin über „Mutationen bei Pflanzen“ sprechen, unter besonderer Berücksichtigung seiner an *Antirrhinum* gewonnenen Ergebnisse. Für den zweiten Tag ist ein Referat über „Vererbung und Entwicklungsmechanik“ vorgesehen, das Prof. Spemann-Freiburg i. Br. übernommen hat. Am dritten Tage wird Prof. Rüdin-München ein Referat über „Vererbung geistiger Störungen“ erstatten.

Eine Reihe von Vorträgen ist ebenfalls bereits angemeldet. Um möglichst frühzeitige Anmeldung weiterer Vorträge an den Schriftführer (unter der Angabe, ob Mikroskope, Immersion, Projektionsapparat usw. benötigt werden) wird gebeten.

Der Tagung unmittelbar vorausgehen wird die internationale Feier des 100. Geburtstages Gregor Mendels in Brünn. Es sind dafür der 22. bis 24. Sept. vorgesehen.

## Neue Mitglieder.

Bauer, Dr. K. Heinrich, Assistent, Göttingen, Chirurgische Universitäts-Klinik (vorgeschlagen durch Kühn und Nachtsheim).

Dahlgren, Dr. K. V. Ossian, Dozent, Uppsala (Schweden), Trädgardsgatan 17 (vorgeschlagen durch Baur und Schiemann).

Donat, Arthur, stud. phil., Berlin N 4, Institut für Vererbungsforschung (vorgeschlagen durch Baur und Nachtsheim).

Fischer, Dr. G., Berlin W 9, Leipziger Platz 7 (vorgeschlagen durch Appel und v. Rümker).

Gutmann, Dr. M. J., Arzt, München, Maximilianstraße 33 III (vorgeschlagen durch Lenz und Rüdin).

Hatschek, Hofrat Prof. Dr. Berthold, Wien I, II. Zoologisches Institut der Universität (vorgeschlagen durch Storch und Nachtsheim).

- Hermannes, Direktor W., Derenburg a. Harz, Deutsch-Schwedische Saat-  
zuchtanstalt (vorgeschlagen durch Opitz und Lindemuth).
- von Hofsten, Prof. Dr. Nils, Uppsala (Schweden), Zool. Inst. d. Univ. (vor-  
geschlagen durch Dahlgren und Nachtsheim).
- Iltis, Prof. Dr. Hugo, Brünn (Tschechoslowakei), Bäckergasse 10 (vorgeschlagen  
durch Baur und Nachtsheim).
- Joseph, Prof. Dr. Heinrich, Wien I, II. Zoolog. Inst. d. Univ. (vorgeschlagen  
durch R. Wettstein und Nachtsheim).
- Kricheldorf, Rittergutsbesitzer, Major a. D., Derenburg a. Harz, Deutsch-  
Schwedische Saatzuchtanstalt (vorgeschlagen durch Opitz und Lindemuth).
- Lilienfeld, Dr. Flora, Leipzig, Mozartstraße 4 (vorgeschlagen durch Baur und  
Nachtsheim).
- Lindemuth, Karl, Assistent, Berlin N 4, Institut für Pflanzenproduktionslehre  
(vorgeschlagen durch Baur und Opitz).
- Löffler, Dr. Bruno, Privatdozent, Tharandt, Botanisches Institut (vorgeschlagen  
durch Baur und Nachtsheim).
- Marklund, Mag. phil. Erik, Assistent, Uppsala (Schweden), Botan. Museum  
(vorgeschlagen durch Dahlgren und Nachtsheim).
- Mattfeld, Dr. Joh., Assistent, Berlin-Dahlem, Botanisches Museum (vor-  
geschlagen durch Diels und Werdermann).
- Merkel, Dr. Friedrich, Geschäftsführer der Saatzuchtabteilung der D. L. G.,  
Berlin SW 11, Dessauer Straße 14, Deutsche Landwirtschafts-Gesellschaft  
(vorgeschlagen durch Baur und Nachtsheim).
- Meyer, Dr. Ad., Bibliothekar, Hamburg, Stadt- und Univ.-Bibl. (vorgeschlagen  
durch Klatt und Baur).
- Mühlebach, A., Präsident der aargauischen Tierzuchtkommissionen, Brugg  
(Schweiz) (vorgeschlagen durch Baltzer und Witschi).
- Nilsson-Ehle, Prof. Dr. H., Lund (Schweden), Alnarp (vorgeschlagen durch  
Baur und Nachtsheim).
- Oppenheim, J. D., Assistent, Wageningen (Holland), Landwirtschaftliche Hoch-  
schule, Marktstraat 8 (vorgeschlagen durch Sirks und Nachtsheim).
- Poppelbaum, Dr. Hermann, Frankfurt a. M., Holzhausenstraße 30 (vorgeschlagen  
durch Goldschmidt und Witschi).
- Schmidt, Walter, Tierzuchtdirektor, Berlin W 57, An der Apostelkirche 1 (vor-  
geschlagen durch Baur und Nachtsheim).
- Schulze, Dr. Paul, Privatdozent, Berlin N 4, Zoologisches Institut der Univ.  
(vorgeschlagen durch Heider und Berndt).
- Spieckermann, Prof. Dr. A., Vorsteher des Instituts für Pflanzenkrankheiten,  
Münster i. W., Landwirtschaftliche Versuchsstation (vorgeschlagen durch  
Bredemann und Nachtsheim).
- Steffen, A., Gartendirektor, Pillnitz b. Dresden, Sächsische Versuchs- und  
Beispielsgärtnerei (vorgeschlagen durch Baur und Nachtsheim).



Stellwaag, Dr. Fr., Privatdozent, Neustadt a. d. Haardt, Staatliche Lehr- und Versuchsanstalt für Wein- und Obstbau (vorgeschlagen durch Goldschmidt und Nachtsheim).

Storch, Dr. Otto, Privatdozent, Wien I, II. Zoolog. Inst. d. Univ. (vorgeschlagen durch R. Wettstein und Nachtsheim).

Stresemann, Dr. Erwin, Berlin N 4, Invalidenstraße 43, Zoologisches Museum (vorgeschlagen durch Arndt und Nachtsheim).

Terho, Dr. T., Helsingfors (Finnland), z. Zt. Berlin N 4, Institut für Vererbungsforschung (vorgeschlagen durch Baur und Nachtsheim).

Übelhör, Oberstudienrat Dr. Fritz, Nürnberg, Schonhoverstraße 20<sup>o</sup> (vorgeschlagen durch Baur und Nachtsheim).

Vavilov, Prof. Dr. N. I., Petrograd (Rußland), Bureau für angewandte Botanik und Pflanzenzüchtung, Morskaja 44 (vorgeschlagen durch Baur und Nachtsheim).

Vivanco, Dr. Julián, Medico cirujano, Habana, Cuba (Amerika), Marti 7. Vereda Nueva (vorgeschlagen durch Baur und Nachtsheim).

### Adressenänderungen.

Bauch, Dr. Robert, Freising (Bayern), Gärungsphysiologisches Institut Weihenstephan.

Pflug-Baltersbach, Rittergutsbesitzer, Berglase (Rügen).

Walther, Prof. Dr. phil. et med. vet., Hohenheim i. W., Tierzuchtinstitut.

### Todesfälle.

Leider hat die Gesellschaft bereits den Tod zweier Mitglieder zu beklagen.

Am 22. Dezember 1921 starb im Alter von 72 Jahren der Professor der Tierzucht an der Landwirtschaftlichen Hochschule Berlin, Geheimrat Dr. C. Lehmann.

Am 7. Februar 1922 starb in Halle a. S. Prof. Dr. A. Schulz, Privatdozent der Botanik.

### Sondersitzung.

Am 23. Februar d. Js. veranstaltete die Gesellschaft gemeinsam mit der Vereinigung für angewandte Botanik aus Anlaß der Anwesenheit der beiden Vortragsgäste der Landwirtschaftlichen Hochschule Berlin, Prof. Ferdinandsen-Kopenhagen und Prof. H. Nilsson-Ehle-Lund, unter dem Vorsitze von Geheimrat Correns-Dahlem eine Sondersitzung der Berliner Mitglieder mit folgendem Programm:

1. Ferdinandsen, Über Krebs (*Fusarium Willkommii Lindau*) bei Äpfel- und Birnenfrüchten.
2. H. Nilsson-Ehle, Komplexmutationen beim Weizen.
3. E. Baur, Über eine Serie unilokaler Faktoren bei *Antirrhinum*.
4. R. Goldschmidt, Über Mutation von Genquantitäten.
5. H. Poll, Die Gestaltstheorie in der Erblehre.

### Mitgliederbeitrag.

Mitglieder, die den Jahresbeitrag für 1922 oder für 1921 und 1922 noch nicht bezahlt haben, werden um Einsendung des Betrages (pro Jahr 10 Mark für Reichsdeutsche, 20 Kronen der betreffenden Landeswährung für Deutsch-Österreicher und Deutsche aus den übrigen Teilen des alten Österreich-Ungarn, für alle übrigen Mitglieder 5 Schweizer Franken, an den Schriftführer (Post-scheckkonto 117275 Berlin NW 7) gebeten.

Der Schriftführer:  
Nachtsheim.

### Aufruf

#### zur Feier des 100. Geburtstages Gregor Mendels.

Als wir uns vor mehr als 10 Jahren an die Freunde der Wissenschaft in der Heimat und im Ausland mit der Bitte wandten, uns die Errichtung eines Denkmals für unseren großen Landsmann Gregor Mendel zu ermöglichen, fanden wir begeisterte Zustimmung und freigebige Hilfe. Im Jahre 1910 wurde, von Meister Charlemonts Hand geschaffen, in Anwesenheit von Vertretern der internationalen Wissenschaft das Mendel-Denkmal in Brünn enthüllt.

In den 12 Jahren, die seither verflossen sind, ist das Werk Mendels zur Basis der gesamten Vererbungslehre geworden. Kein Biologe seit Darwin hat in so tief eingreifender Weise die Grundanschauungen der Wissenschaft vom Leben beeinflußt wie der stille Brünner Forscher, dessen Schrift durch fast 50 Jahre verschollen war. Aber die experimentelle Mendel-Forschung hat auch in der Praxis ungeahnte Erfolge errungen und Mendel-Institute, in denen Haustiere und Kulturpflanzen nach den Grundsätzen des Mendelismus gezüchtet werden, sind in allen Kulturländern gegründet worden.

Der 100. Geburtstag Gregor Mendels macht es der Heimat ebenso wie der internationalen Wissenschaft zur Ehrenpflicht, das Andenken des Forschers an der Stätte seines Wirkens festlich zu begehen. Im September d. Js. soll vor dem Denkmal Gregor Mendels eine internationale Feier und im Anschlusse daran eine Zusammenkunft der Mendelisten stattfinden.

Brünn, im Februar 1922.

#### Das Lokalkomitee:

Hochschulprofessor Dr. B. Bretholz	Hochschuldozent Prof. Dr. H. Iltis, Sekretär des Komitees
Hochschulprofessor Dr. Ed. Donath	Univ.-Doz. Prim. Dr. H. Leischner, Obmann des Naturforschenden Vereines
Hochschulprofessor Dr. C. Frenzel, Obmann der Deutschen Gesellschaft für Wissenschaft und Kunst	Direktor R. Patek, Kassierer des Komitees

Hochschulprofessor A. Rzehak,  
Sekretär des Naturforschenden Vereines.

## Sammelreferat.

### Neuere Arbeiten über hennenfiedrige Hähne.

Von Otto Koehler, München.

1. **Morgan, Th. H.** The genetic and operative evidence relating to secondary sexual characters. Carnegie institution of Washington, Publication No. 285, 1919.
2. — The effects of castration of hen-feathered Campines. Biol. Bull., Bd. 39, 1920, S. 231—247.
3. — The effect of ligating the testes of hen-feathered cocks. Ebenda, Bd. 39, 1920, S. 248—256.
4. — The genetic factor for hen-feathering in the Sebright-Bantam. Ebenda, Bd. 39, 1920, S. 257—259.
5. — The endocrine secretion of hen-feathered fowls. Endocrinology, Bd. 4, 1920, S. 381—385.
6. **Punnett, R. C.** und **Bailey, P. G.** Genetic studies in poultry 3. Hen-feathered cocks. Journal of genetics, Bd. 11, 1921, S. 37—57.
7. (Bei der Korrektur eingefügt): **Pease, M. S.** Note on Prof. T. H. Morgans Theory of Hen Feathering in Cocks. Proc. of the Cambridge Philos. Soc. Bd. 21. Teil 1. 1922. S. 22—26.

Die Hühnerrasse der Sebright-Bantams hat ausschließlich hennenfiedrige Hähne; niemals treten in reingezüchteten Sebrightrassen hahnenfiedrige Männchen auf. So unterscheidet sich der Hahn äußerlich von den Hennen durch den hohen, aufrechten, gut durchbluteten Kamm, die großen Kehllappen, die Sporen und die steil aufgerichtete Körperhaltung, sowie durch sein Benehmen (Kampflust, Krähen, Bespringen der Hennen usw.); im Gefieder aber besteht zwischen beiden Geschlechtern kaum ein Unterschied. Wie beim Weibchen sind die Federn am Ende abgerundet, außen schwarz gerändert, kurz, und nicht am Rande zerschlissen, auch fehlen dem Hahne die langen zugespitzten Sattelfedern, die bekannten sichelförmigen riesigen Deckfedern des Schwanzes und die Hechelfedern am Nacken und Rücken, die die Hähne anderer Rassen auszeichnen. Kastrierte Morgan nun die jungen Sebrighthähne, so wuchs ihnen ein vollständiges Hahnengefieder, wie

es bisher bei den reinen Sebright-Bantams noch unbekannt war. Die vorher rund endigenden Federn werden bei der nächsten Mauser durch zugespitzte ersetzt, deren Rand gehechelt zerschissen ist, die schwarze Borte verschwindet, am Nacken, Rumpf und Sattel treten viel längere Federn auf, und auch die großen sichelförmigen Schwanzdeckfedern erscheinen und verleihen dem Tiere das richtige Hahnengepräge. Dafür schrumpft der Kamm ein und wird blutleer, ebenso die Kehllappen: die Tiere halten sich weniger aufrecht, werden furchtsam, krähen nicht und bespringen nur selten die Hennen. — Die Veränderungen an den Federn machen sich sogleich bemerkbar. Werden einzelne Federn zur Zeit der Operation ausgerupft, so wachsen an ihrer Stelle sofort völlig hahnenartige neue nach. Solche, die zur Zeit der Kastration schon hennenartig vorhanden waren, wachsen nunmehr hahnenartig weiter, so daß Federn von einem Mischtypus entstehen, indem die Spitze hennenartig, die Basis hahnenartig ausgebildet ist. War die Kastration nicht vollständig gelungen, d. h. sind Hodenreste zurückgeblieben, so ist dafür der geringe Grad der Rückbildung des Kammes, sowie auch der Kehllappen, das beste Anzeichen. Das Gefieder wird in diesen Fällen unvollkommen hahnenartig, und kehrt mit zunehmender Regeneration der noch vorhandenen Hodenstückchen von Mauser zu Mauser immer mehr zum Hennentypus zurück. Wurden dann die Hodenreste nochmals entfernt, so schlug das Gefieder wieder zur Hahnenart um. Insgesamt kastrierte Morgan sechs Hähne (1), und für fünf von ihnen gilt das Gesagte: der sechste aber blieb hennenfiedrig, obwohl keine Hodenreste bei ihm stehen geblieben waren. — In 6 wird dieser Befund bestätigt: Die von Marshall kastrierten Sebrighthähne wurden hahnenfiedrig; für einen dieser Kapaune liegt ein genaues Protokoll vor. Da die Sterblichkeit nach der Operation, wenn sie bei etwas älteren Hähnen ausgeführt wurde, recht groß ist, beschloß Marshall weiterhin, zunächst nur einen Hoden herauszunehmen und so die Kastration auf zwei Operationen zu verteilen. In zwei von sechs Fällen nun traten nach Entfernung nur des rechten Hodens, während sonst das Hennengefieder erhalten blieb, auf der rechten Körperseite (vordere „Sattel“-gegend) stark hahnenartige Federbüschel auf, die bei der folgenden Mauser freilich wieder durch hennenartige ersetzt wurden. — 1920 unterband Morgan (3) ferner bei vier einjährigen Sebright-hähnen mit Seidenfäden die Hoden an ihrer Ansatzstelle an der Körperwand, ebenfalls um die großen Sterblichkeitsverluste zu vermeiden. In einem Falle gelang es, beide Hoden zu völliger Degeneration zu bringen; ihr Gewebe wurde restlos resorbiert, und das Gefieder nahm ganz die Hahnenart an. Hier hatte also die wohlgelungene Unterbindung genau die gleiche Wirkung wie die Kastration. Bei den anderen drei Hähnen jedoch blieben Hodenteile erhalten, und das Gefieder wurde nur unvollkommen hahnenartig. Auch hier zeigte es sich von neuem, daß der Kamm und die Kehllappen einen empfindlicheren Indikator für die Anwesenheit kleiner Hodenreste ab-

geben, als das Gefieder. Ein kleines Restchen Hodengewebe hindert nämlich unter Umständen die Ausbildung des reinen Hahnengefieders noch nicht, während gleichzeitig die den Kapaun kennzeichnende Rückbildung des Kammes und der Kehllappen unter allen Umständen unterbleibt.

Zur Erklärung dieser Tatsachen erinnert Morgan an Goodales und Pézards Kastrationsversuche an Hennen. Wurden Hennen verschiedener Rassen, besonders Leghorns, die Eierstöcke vollständig entfernt, so wuchs ihnen das reine Hahnengefieder. Auch der Kamm und die Kehllappen erfuhren eine stärkere Ausbildung, als bei den normalen Hühnern. Nun enthält das interstitielle Ovarialgewebe, zufolge den Untersuchungen von Pearl und Boring, ganze Nester von „luteal“-zellen. Ursprünglich liegen sie in der theca interna des Follikels, später füllen sie den geplatzten Follikel mehr oder weniger vollständig aus. In ihrem Inneren tritt ein gelbliches Pigment in feinkörniger Verteilung auf, das die gleichen Reaktionen gibt, wie das des corpus luteum der Säuger. Dieselben Luteinzellen fand man nun auch dem interstitiellen Gewebe sehr junger Hoden sämtlicher Hühnerrassen eingelagert, die daraufhin untersucht wurden, solange das Hahnengefieder noch nicht ausgebildet war; späterhin, mit der Ausbildung des Hahnenkleides, verschwinden sie völlig (so fand Boring bei 60 erwachsenen Hähnen keine einzige mehr); nur bei den Sebright-Bantamhähnen bleiben sie, wenn auch in nicht allzu großer Anzahl, dauernd erhalten (Boring [1918], Morgan). In 5 sind sie auch, freilich nur recht schematisch, abgebildet. — So liegt die Annahme nahe, das Sekret der Luteinzellen hemme bei den Hennen aller Hühnerrassen und bei den Hähnen allein der Sebrights die Ausbildung des männlichen Gefieders, für dessen Verwirklichung die Erbanlagen in beiden Geschlechtern in gleicher Weise vorhanden sind. Die Erbfaktoren würden also bestimmen, daß bei Anwesenheit von Luteininkret Hennengefieder, bei dessen Fehlen Hahnengefieder ausgebildet würde. Möglicherweise liegen die Dinge aber noch verwickelter. Wenn bei hennenfiedrigen Hähnen die einseitige Hodenentfernung (6) das Auftreten von Hahnenfedern allein auf der operierten Seite zur Folge hat, während doch die Inkrete im Blute beide Körperseiten in gleicher Weise durchspülen, so wäre hier vielleicht an die Mitwirkung sympathischer Bahnen zu denken, die bei der Hodenentfernung unvermeidlicherweise mitverletzt werden; doch sind auch andere Möglichkeiten denkbar, und eine endgültige Entscheidung steht noch aus.

(Einfügung bei der Korrektur:) Ganz neuerdings veröffentlicht Pease (7) zytologische Untersuchungen der Hoden von 28 Hähnen, die zu Punnetts Versuchen (6) gedient hatten. Er fand Luteinzellen bei 8 von 9 hahnenfiedrigen Hähnen, bei 4 von 9 intermediär gefiederten und bei 5 von 8 hennenfiedrigen Hähnen. Luteinzellen fehlten vollständig bei 3 hennenfiedrigen, bei 2 intermediären und bei 1 hahnenfiedrigen ausgewachsenen Hahne. Wie man sieht, hat sich also Morgans Auffassung, die auf der Untersuchung

von Hoden weniger hennenfiedriger Hähne fußte, an dem umfangreicheren Materiale nicht bestätigen lassen. Nicht nur hennenfiedrige, auch hahnenfiedrige Hähne haben im erwachsenen Zustande gelegentlich Luteinzellen, und Luteinzellen fehlen nicht nur erwachsenen hahnenfiedrigen, sondern auch erwachsenen hennenfiedrigen Hähnen: kurz, die von Morgan angenommene einfache Beziehung zwischen Gefieder und Vorkommen der Luteinzellen im Hoden besteht nicht. Vielmehr läßt sich nur folgendes sagen: Wo die Spermatogenese in vollem Gange ist, fehlen Luteinzellen; wo aber die Bildungsstadien von Samenfäden fehlen, treten Luteinzellen auf. Vielleicht bilden sie lediglich ein Nährgewebe, das bei fortschreitender Samenbildung sich aufbraucht.

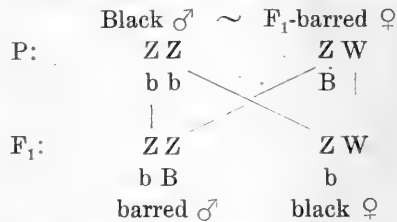
Bei der Hühnerrasse der Campines (2) gibt es sowohl hahnenfiedrige als auch hennenfiedrige Hähne, die beide gleicherweise fruchtbar sind. Manche Rassen sind auf Hennenfiedrigkeit, andere auf Hahnenfiedrigkeit gezüchtet. Da, wie noch beprochen wird, die Hennenfiedrigkeit sich als dominant erweist, so ist es natürlich leichter, Rassen mit nur hahnenfiedrigen, also rezessiven Männchen zu erzüchten, als solche, die hinsichtlich der Hennenfiedrigkeit der Hähne homozygotisch dominant sind. Morgan hatte das Glück, eine solche offenbar homozygotisch hennenfiedrige Campinerasse aufzufinden. Auch bei diesen, ausnahmslos hennenfiedrigen Hähnen wechselte das Gefieder nach der Kastration vollkommen. Die nichtoperierten Hähne haben, genau wie die Hühner, quergestreifte Federn überall außer am Nacken, mit runden Spitzen, ohne Hecheln, und keine sichelförmigen Schwanzdeckfedern. Nach der Kastration wuchsen ihnen ganz weiße, ungestreifte Rücken- und Rumpffedern, zugespitzt, gehechelt und länger als beim Weibchen und beim hennenfiedrigen Männchen, auch traten die großen sichelförmigen Schwanzdeckfedern erstmalig auf, und zwar ungezeichnet schwarz, ohne die Querstreifung; kurz, die kastrierten hennenfiedrigen Campinehähne wurden im Gefieder völlig den Hähnen der hahnenfiedrigen Campinerassen gleich. So war es bei zwei rein hennenfiedrigen Hähnen, die im Alter von etwa 4 Monaten kastriert wurden. Einem dritten Hahn derselben Herkunft wuchsen, ohne daß er kastriert worden war, auch Federn von Hahnenart, doch erreichte er nicht das Endstadium reiner Hahnenfiedrigkeit. Die schwache Kammausbildung sprach für Hypotrophie des Hodens. Tatsächlich erwiesen sich die Hoden, als das Tier im Alter von 6 Monaten doch kastriert wurde, als sehr im Wachstum zurückgeblieben und reich an Lutealzellen, deren Kerne jedoch sehr deutliche Anzeichen der Degeneration zeigten (Nonidez). Nach der gut gelungenen Kastration wurde der Vogel rein hahnenfiedrig. Daß er es vorher auch schon zu werden anfangt, ist nach Morgan wohl kein Zeichen genetischer Unreinheit, sondern beruht auf der frühzeitigen Degeneration der Lutealzellen. — Kreuzungen hennen- und hahnenfiedriger reiner Campinerassen hat Morgan nicht ausgeführt; aus den älteren Versuchen

von Jones (1914) geht, obwohl die Ergebnisse durchaus nicht klar sind, wohl hervor, daß auch hier die Hennenfiedrigkeit dominiert.

Dagegen kreuzte Morgan (1, 4) Sebright-Bantams mit schwarzbrüstigen Game-Bantams, deren Männchen rein hahnenfiedrig sind. Hennenfiedrigkeit war dominant. In  $F_2$  erhielt er 31 hennenfiedrige und 28 hahnenfiedrige Hähne. Wäre nur ein einziges Faktorenpaar vorhanden, von dem allein die Hennenfiedrigkeit abhinge, so müßte man das Zahlenverhältnis 3:1 erwarten: sollte aber die Hennenfiedrigkeit durch zwei Faktorenpaare bedingt sein, in der Weise, daß mindestens ein A und ein B anwesend sein müssen, um Hennenfiedrigkeit hervorzurufen, so sind in  $F_2$  9 hennenfiedrige:7 hahnenfiedrigen Hähnen zu erwarten. Dem entspricht das beobachtete Zahlenverhältnis (31:28) recht gut. Bei der Rückkreuzung von  $F_1$  (ABab?) mit dem hahnenfiedrigen Game-elter (abab?) wären 1 hennenfiedriger und 3 hahnenfiedrige Hähne zu erwarten. Morgan erhielt im ganzen (4) 7 hennenfiedrige und 10 hahnenfiedrige Hähne, welche Zahlen sich eher als Annäherung an 1:1, als an 1:3 auffassen lassen. So sprechen die Rückkreuzungsergebnisse für nur ein, die  $F_2$ -Ergebnisse dagegen für zwei Faktorenpaare, und die Frage muß einstweilen offen bleiben. Eins aber ist sicher: der oder die Faktoren für Hennenfiedrigkeit sind nicht geschlechtsgebunden, d. h. sie liegen nicht im Geschlechtschromosom, was sich daraus ergibt, daß in  $F_2$  stets hennenfiedrige und hahnenfiedrige Hähne auftreten, gleichgültig, ob  $F_1$  Sebright oder Game zum Vater hatte. Wenn nämlich die Erbinheit für Hennenfiedrigkeit (H) im Z-Chromosom läge, deren das Weibchen eines, das Männchen zwei besitzt (vergl. weiter unten), so müßten die männlichen  $F_2$ -Nachkommen von Sebright ♂ ~ Game ♀ alle hennenfiedrig sein, die  $F_2$ -Hähne von Game ♂ ~ Sebright ♀ dagegen zur Hälfte hennen-, zur Hälfte hahnenfiedrig ausfallen. Tatsächlich sind aber in beiden Kreuzungen hennen- und hahnenfiedrige Hähne in etwa gleicher Anzahl aufgetreten. Demnach muß der Faktor H oder müssen die Faktoren H und H' in Autosomen ihren Sitz haben.

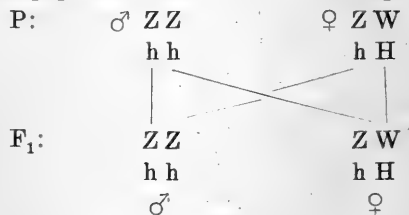
Punnett und Bailey (6) kreuzten Silber-Sebrights (hennefiedrige Hähne) mit Hamburger Goldlack und braunen Leghorns (hahnenfiedrige Hähne), und auch hier erwies sich die Hennenfiedrigkeit als dominant. Von 1912—1919 wurden 463 Hähne aus der Rückkreuzung  $F_1$  ~ hahnenfiedrig-rezessive Rassen erzüchtet, von denen 229 hennenfiedrig und 243 normal hahnenfiedrig waren. Wenn Morgan mit seinen kleinen Zahlen zu keinem klaren Ergebnis kommen konnte, so liegt es hier zweifellos vor: das Zahlenverhältnis 1:1 ist in sehr guter Annäherung verwirklicht, und die Entscheidung fällt also zugunsten der Annahme von nur einem Faktorenpaar. Freilich sind hier zu den hennenfiedrigen auch die „intermediären“ Hähne gerechnet, deren Gefieder alle Übergänge bis zu reiner Hahnenfiedrigkeit zeigen kann; dabei verändert sich gelegentlich der Grad bei einem und demselben Tiere von Mauser zu Mauser. Punnett und Bailey erkennen die

Bedeutung des Luteininkretes<sup>1)</sup> als Hemmer des Hahnengefieders an, und unternehmen es, die Beziehung zwischen dem Hennenfiedrigkeitsfaktor und dem Luteininkrete aufzusuchen. Bei normalen Rassen muß die Übertragung des Hennenfiedrigkeitsfaktors (derselbe veranlaßt die Luteinzellen<sup>1)</sup>, zu gedeihen und das Hormon abzuscheiden, welches das Hahnengefieder unterdrückt) geschlechtsgebunden geschehen. Bei den Vögeln muß das weibliche Geschlecht als heterogametisch (Z, W), das männliche als homogametisch (Z, Z) angesehen werden, wie beispielsweise die geschlechtsgebundene Vererbung der dominanten Querstreifung bei der Kreuzung der gestreiften Plymouth Rocks mit ungestreiften Black Langshans (Spillmann, Goodale und Morgan 1912) lehren. Bedeute B gestreift, b ungestreift, so erfolgt z. B. die Rückkreuzung des gestreift-heterozygotischen,  $F_1$ -♀ mit dem rezessiv-ungestreiften Elter (Black) nach diesem Schema (untereinanderstehende Buchstaben bedeuten das Chromosom und die in diesem ruhende Erbinheit):



In  $F_1$  folgen also die Söhne der Mutter, die Töchter dem Vater (Vererbung übers Kreuz), in  $F_2$  treten alle vier Kombinationen (schwarze und gestreifte Männchen und Weibchen) in gleicher Anzahl auf. Die heterozygotische Mutter vererbt die dominante Erbinheit (B) auf die Söhne, die rezessive (im Sinne der presence-absence-Theorie nämlich das Fehlen von B; denn W ist leer) auf die Töchter.

Bei der Übertragung der normalen Hennenfiedrigkeit dagegen wäre umgekehrt anzunehmen, daß die sowohl dem Geschlechte als auch dem Gefieder der Hähne nach heterozygotische Mutter die rezessive Erbinheit auf die Söhne, die dominante dagegen auf die Töchter übertrage:



<sup>1)</sup> Anmerkung bei der Korrektur: Alle diese theoretischen Betrachtungen müssen jetzt, zufolge den inzwischen veröffentlichten Ergebnissen von Pease (7), in der Weise umgearbeitet werden, daß die Luteinzellen dabei ganz aus dem Spiele bleiben. Pease selbst hat in seiner kurzen Mitteilung keine Schlußfolgerungen aus seinen Beobachtungen gezogen.



Diese Annahme steht aber mit der Leerheit des W-chromosomes, wie sie, entsprechend den Verhältnissen bei *Drosophila* (leeres Y-chromosom bei heterogametischem Männchen) zu fordern wäre, im Widerspruch. Die Autoren weisen darauf hin, ohne Abhilfe zu schaffen. - Bei den Hühnerrassen mit hennenfiedrigen Hähnen dagegen kann der Hennenfiedrigkeitsfaktor, wie schon gezeigt, nicht geschlechtsgebunden vererbt werden, d. h. er muß in einem Autosom liegen. So schlägt Punnett den folgenden Ausweg vor: Normale Rassen haben den Faktor H geschlechtsgebunden im W-chromosom, wie oben angegeben. Die Sebrights aber besitzen außerdem noch in beiden Geschlechtern homozygotisch den Faktor H'. H und H' bedingen beide in gleicher Weise, jeder für sich, Hennenfiedrigkeit, und unterscheiden sich nur in der Art ihrer Übertragung, indem H geschlechtsgebunden dem Gange des weibchenbestimmenden W-chromosomes folgt, H' aber im Autosom in gleicher Weise auf beide Geschlechter weitergeleitet wird. Zum lebenslänglichen Erhaltenbleiben der Luteinzellen und ihrer wirksamen Inkretabsonderung<sup>1)</sup> genügt also ein H, ob H oder H', ist gleichgültig. Tatsächlich erklärt sich auf diese Weise, wie leicht nachzurechnen ist, der ganze Sachverhalt. Damit ist freilich auch Punnett wieder bei zwei Faktorenpaaren angelangt. Daß ein Faktor von offenbar völlig gleicher Wirksamkeit einmal im Geschlechtschromosom, ein anderes Mal im Autosom übertragen werden soll, ist auch Punnett auffällig. Er erinnert daran, daß beim Menschen die Nachtblindheit in manchen Familien einfach dominant, in anderen dagegen geschlechtsgebunden rezessiv vererbt werde. Doch würde dieser Vergleich in dem Falle hinken, daß es sich, wie mehrfach angenommen wurde, beim Menschen um zwei verschiedene Krankheiten handelte, indem nur die eine mit Kurzsichtigkeit verbunden ist, die andere dagegen nicht: hier läge also verschiedene, dort gleiche Wirksamkeit der verschieden übertragenen Erbinheiten vor. — Das Gefieder steht, wie gezeigt wurde, unter dem deutlichen Einflusse des Luteinhormones<sup>1)</sup>. Ob auch die übrigen sekundären Geschlechtsmerkmale, die von der Anwesenheit des Hodens abhängig sind, wie Kamm, Kehllappen und Sporen, vielleicht ihren hohen Ausbildungsgrad einem anderen Hodeninkrete verdanken, etwa dem, das die Samenzellen selbst liefern, das kann noch nicht entschieden werden.

Höchst verwickelt sind die Vererbungserscheinungen der Färbung des Gefieders, in der, außer im Vorhandensein oder Fehlen der Hennenfiedrigkeit bei den Männchen, die gekreuzten Rassen sich ja auch noch unterscheiden. In F<sub>1</sub> sehen in Morgans Kreuzung die Hähne fast Sebright-artig aus, von Geschlechtsdimorphismus ist im Gefieder kaum etwas zu bemerken. In F<sub>2</sub> lassen sich die Hennen in 16 Klassen einordnen, die freilich nicht genau gegeneinander abgrenzbar sind, vielleicht infolge der Anwesenheit modifizierender Gene, die einer eingehenden Betrachtung nicht zugänglich sind

<sup>1)</sup> Siehe Anmerkung S. 78.

Die hennenfiedrigen Männchen lassen sich manchmal den Hennenklassen zuordnen: die hahnenfiedrigen nur dann, wenn sie entweder wie die Großväter oder das  $F_1$ -Männchen aussehen, oder wenn der Kastrationsversuch darüber belehrt, welchem hennenfiedrigen Typus dieser Ausbildungsgrad des Hahnengefieders entspricht. Auch Rückkreuzungen wurden analysiert (4), und das Ergebnis ist, daß vermutlich drei Faktorenpaare beteiligt sind, von den Modifikationsfaktoren abgesehen. Genauere Abgrenzungen der Wirksamkeit der einzelnen Faktoren fehlen.

Von diesen Tatsachen ausgehend, bespricht Morgan (1) in recht ausführlicher Weise die vermutliche Entstehungsgeschichte der sekundären Geschlechtsmerkmale überhaupt, wobei zuerst das allgemeine abgehandelt, dann die einzelnen Tiergruppen durchgenommen werden. — Bisher zeigte die neuere Forschung mindestens vier Wege auf, die zur Ausbildung unterschiedlicher sekundärer Geschlechtsmerkmale geführt haben können: Manche erscheinen geschlechtsgebunden (sex-linked), d. h. sie entstanden durch Mutation im Geschlechtschromosom (Beispiel Punnetts Faktor H), zweite erweisen sich als geschlechtsbegrenzt, d. h. sie beruhen auf Mutationen im Autosom, doch können sie nur im einen der beiden Geschlechter manifest werden (Beispiel Punnetts Faktor H'). Ein schönes weiteres Beispiel liefert Foot und Strobells Kreuzung von *Euschistus variolarius*, dessen Männchen einen schwarzen Fleck hat, als Weibchen, mit *E. servus* ♂, das keinen solchen Fleck besitzt. In  $F_1$  sind die ♂♂ schwach gefleckt, in  $F_2$  erschienen 107 gefleckte und 84 ungefleckt ♂♂, alle ♀♀ in  $F_1$  und  $F_2$  waren ungefleckt. Der Fleck wird also von einer einfach dominanten Erbinheit in einem Autosom abhängen, aber nur dann in Erscheinung treten, wenn die Bedingungen für die Entstehung des männlichen Geschlechtes verwirklicht sind. Drittens können sekundäre Geschlechtsunterschiede, um ihre volle Ausbildung zu erlangen, bestimmte Inkretwirkungen des Hodens oder des Ovariums beanspruchen. Viertens endlich entstehen manche als unmittelbare Wirkungen des genetischen Komplexes „♂“ oder „♀“ allein. — Wenn nun so viel verschiedene physiologische Wege zum Auftreten sekundärer Geschlechtsunterschiede führen, so ist es von vornherein sehr unwahrscheinlich, daß eine und dieselbe äußere Ursache alle diese physiologisch so verschiedenen Mechanismen in Gang versetzt haben könnte. Das aber nehmen die älteren Theorien über die Herausbildung sekundärer Geschlechtsunterschiede an. Nach Darwin wählt das Weibchen unter den Männchen das schönste aus, nach Wallace ist das unansehnlichste Weibchen am besten geschützt, und für das Zustandekommen der schönen männlichen Merkmale gibt er physiologische, aber unbegründete Erklärungen. Im einzelnen werden die Theorien immer undurchführbarer, je besser wir die physiologischen Mechanismen und ihre Mannigfaltigkeit kennen lernen. Wenn z. B. die Schönheit des Hahnengefieders auf der Anwesenheit sehr vieler Paare von Erbfaktoren in Autosomen beruht,

so würde das Weibchen, das sich nur dem schönsten Hahne ergibt, zugleich auch die weiblichen Nachkommen schöner machen, es sei denn, daß gleichzeitig mit den Genmutationen für das schrittweise Schönerwerden des männlichen Gefieders auch das Ovarialinkret herangezüchtet würde (und zwar ebenfalls Schritt für Schritt, und im gleichen Tempo), das bei den Hennen die Bildung des Hahnengefieders hintanhält. Die Unmöglichkeit einer solchen Annahme liegt auf der Hand. Mit Recht wird auch auf die unberechtigten Vermenschlichungen hingewiesen, wie sie z. B. in der Annahme eines Schönheitssinnes der ♀♀ liegen, sowie auf die Unzuverlässigkeit der Beobachtungen, die die aktive Wahl beweisen sollten. Manche Tanzvögel tanzen das ganze Jahr über, ohne irgend eine Beziehung zur Brunst. Bei *Drosophila* wählen weder die Männchen, noch die Weibchen (Sturtevant, der je drei Tiere, z. B. ein rotäugiges Weibchen mit einem rotäugigen und einem weißäugigen Männchen zusammensetzte.) Bei *Callosamia promethea* (Meyer [1900]) finden sich die Geschlechter genau so gut, wenn beiden die Flügel abgeschnitten und die männlichen Flügel an die Stummel des Weibchens angeklebt wurden, oder umgekehrt. Auch wurden Männchen mit grün oder scharlachrot bemalten Flügeln genau so gut angenommen wie unbemalte usw. (Diese Versuche beweisen übrigens nur das Fehlen einer Wahl nach der Farbe; richtig, aber wohl technisch undurchführbar wäre es gewesen, mit verschiedenen duftenden Schmetterlingsindividuen zu arbeiten; möglicherweise bleiben wenig duftende ♀♀ unbemerkt.) -- Die Theorie der geschlechtlichen Zuchtwahl ist somit abzulehnen. -- Nachdem die Erblichkeitsforschung gezeigt hat, wie große Veränderungen durch das Mutieren allein eines einzigen Genes hervorgerufen werden können, wie die Wirkung einer einzigen Erbinheit die verschiedensten Körperteile umgreift, hat sich das Evolutionsproblem an sich bedeutend vereinfacht. So führte eine verhältnismäßig einfache genetische Veränderung im Erbfaktorenkomplex, die ohne weiteres als sprungweise entstanden gedacht werden kann, dazu, daß das Huhn ein einfaches Kleid trägt, der Hahn dagegen ein sehr schmuckvolles. Beide besitzen die gleichen Erbinheiten, wahrscheinlich in großer Anzahl, für das geschmückte reiche Hahnengefieder; sobald aber der Geschlechtschromosomenkomplex in beiden Geschlechtern verschieden wurde (zwei Chromosome beim Hahn, eines beim Huhne), war damit beim Huhne die Bedingung für die Bildung eines Inkretes gegeben, das die Ausbildung des Schmuckkleides unterdrückte, während beim Hahn die Inkretbildung unterblieb, und damit das Schmuckkleid sich erhielt. Es fragt sich, ob eine biologische Erklärung des Bestehenbleibens des schönen männlichen Gefieders überhaupt erforderlich ist. Auch wenn, wie es den Anschein hat, die Schönheit desselben dem Träger keinen biologischen Nutzen bringt, so kann es sich trotzdem erhalten, weil seine Entstehung korrelativ mit lebenswichtigen Faktoren des Erbkomplexes verknüpft ist. Bei den Vögeln handelt es sich um ein Inkret,

das normalerweise nur dem Ovar eigen, männliche sekundäre Geschlechtsmerkmale unterdrückt; bei den Säugern kennen wir umgekehrt Hodeninkrete, die die Ausbildung der männlichen sekundären Geschlechtsmerkmale fördern. Gesetzt, sie verleihen dem Männchen außerdem noch Lebensenergie, Körperkraft und erhöhten Tätigkeitsdrang, was ja unzweifelhaft der Fall ist, so würden diese letzteren Wirkungen ohne weiteres genügen, um die natürliche Auslese gerade der Individuen zu erklären, die am meisten Hodeninkrete bilden. Die gleichzeitig mit verursachte Verstärkung der sekundären männlichen Geschlechtsmerkmale aber wäre nur eine, sozusagen unbeabsichtigte Nebenwirkung der natürlichen Auslese und bedürfte daher keiner besonderen biologischen Erklärung. Ebenso gut ist es denkbar, daß beim Vogelweibchen das Ovarialinkret etwa den Ovidukt besonders fortpflanzungstüchtig mache; auch diese Eigenschaft allein würde eine Vermehrung der Inkretbildung auf dem Wege der Naturzüchtung begreiflich genug erscheinen lassen; das Unscheinbarwerden der Weibchen aber wäre wieder nur eine der gesonderten biologischen Erklärung nicht bedürftige Nebenwirkung.

## Referate.

**Woltereck, Richard.** Variation und Artbildung. Analytische und experimentelle Untersuchungen an pelagischen Daphniden und anderen Cladoceren. Internat. Revue der ges. Hydrobiologie und Hydrographie. Bd. IX. H. 1—2.

Die vorliegende große Arbeit Wolterecks, deren erste Hälfte bis jetzt erschienen ist, baut sich auf den Ergebnissen seiner und seiner Schüler langjährigen Arbeiten auf dem Gebiet der Cladocerenbiologie auf. Woltereck und seine Mitarbeiter haben die Cladoceren, speziell die Daphniden, nach den verschiedensten Richtungen hin, wie Morphogenese, Physiologie, Ökologie, Sexualität, Variabilität, Temporal- und Lokalvariation usw., bearbeitet und so ein außerordentlich umfangreiches und vielseitiges Beobachtungs- und Tatsachenmaterial geschaffen, das nun Woltereck zusammenfassend als Grundlage benutzt, um seine Auffassung der Variation und Artbildung festzulegen und zu begründen. Woltereck ging von dem Plane aus, mit den Daphniden eine scharf umrissene, kleine, starker Variabilität unterworfenen Organismengruppe, die auch experimentell ein günstiges Material darstellt, möglichst eingehend nach jeder Richtung hin durchzuarbeiten, um alle Momente, die bei der Frage der Variation und Artbildung in Betracht kommen können, auf Grund feststehender Beobachtungsergebnisse berücksichtigen zu können. Der Inhalt der umfangreichen Arbeit ist so reich und vielgestaltig, daß es nicht möglich ist, ihn in einem Referat völlig auszuschöpfen. Es muß daher für das Studium unbedingt auf die Originalarbeit verwiesen werden.

Im ersten Kapitel, in dem er zunächst seiner, z. T. im Kriege gebliebenen Mitarbeiter gedenkt, entwickelt Woltereck gewissermaßen historisch das Entstehen seines Werkes, um schließlich zum endgültigen Arbeitsplan zu kommen, der drei Ziele verfolgt. Das erste Ziel umfaßt kurz die genaue Analyse der als Material dienenden Formvarianten des Daphnienkörpers, hauptsächlich der Längen- und Formvarianten des Daphnienhelms. Dabei ist notwendig die Erkenntnis der Besonderheit eines spezifischen Merkmals, ferner intensive kausale Analyse der Formvarianten in morphologischer, physiologischer und ökologischer Hinsicht. Auf diesem Wege ist es möglich, zur Kenntnis des eigentlichen „Wesens“ dieses Merkmals zu kommen. Das zweite Ziel liegt in der Hervorrufung erblicher Veränderungen der Reaktionskurve, also von Genovarianten. Solche auf Änderungen der Reaktionsnorm beruhende Genovarianten können wir erhalten durch fortgesetzte Milieureize, durch Auslese spontan entstandener Genovarianten, durch Kombination bei Kreuzung. Notwendig ist auch hier eine genaue Analyse, so der morphologischen und physiologischen Besonderheiten der neuen Variante, ihrer Variationsbreite und ihrer gesamten Reaktions-

norm, ferner der Methode des morphogenetischen und physiologischen Verhaltens, dem die neue Eigenschaft ihre Existenz verdankt, und schließlich muß festgestellt werden, welches vom Milieu ausgehende Motiv und welche genetische Ursache der so zustande gebrachten Änderung zugrunde liegt. Das dritte und wichtigste Ziel ist dann auf Grund der bisher erreichten Ergebnisse die Gewinnung eines Urteils über das Wesen von Artbildung und Artänderung.

Im zweiten Kapitel behandelt Woltereck einige Grundzüge der systematischen Mannigfaltigkeit. Ein Vergleich zwischen Euphyllopoden und Cladoceren läßt als hauptsächlichsten Grund für die prinzipiellen Unterschiede — Verkleinerung des Cladocerenkörpers und Verkürzung der Lebensdauer — ökologische Momente annehmen, vor allem die Gefahr der Vernichtung durch Feinde bei den Cladoceren. Bei den Cladoceren lassen sich fünf bestimmte Formenreihen aufstellen, die, ökologisch betrachtet, von den einfacher gestalteten litoralen Arten zu den mehr abweichend gestalteten pelagischen Formen führen. Auch die Cladoceren gehören zu den Tiergruppen, die noch im Flusse sind. Die letzte, in dieser Arbeit fast ausschließlich behandelte Reihe führt von den litoralen zu den pelagischen Daphniden, die, als im Fließen befindliche Formenwelt, für den Ordnung suchenden Systematiker ein großes schwer lösbares Wirrwarr bilden. Für die Daphnien selbst treffen wir auf zwei Ausgangsformen, aus denen sich die Formenfülle ableitet, die *Daphnia pulex* („P. Daphnien“) und die *Daphnia magna* („M. Daphnien“). Innerhalb dieser Reihen entstehen nun die charakteristischen Körpermerkmale (Helme, Fortsätze usw.) der einzelnen Formen und Rassen. Drei Erkenntnisse ergeben sich aus der systematischen Betrachtung, nämlich 1. das Wesen der für die Cladoceren charakteristischen Formunterschiede, 2. das Wesen der charakteristischen Ursachen bzw. Motive dieser Unterschiede und 3. die charakteristischen Methoden des Verschiedenwerdens. Dabei sind es immer zwei formbildende Methoden nämlich Unterdrückung von Zellteilungen oder „Hemmung“ und Aufhebung solcher Unterdrückung oder „Enthemmung“.

Der Inhalt des dritten Kapitels, die an der Variantenbildung beteiligten Körperfunktionen umfassend, ist so reich an Einzelheiten und vielgestaltig, daß er hier nur in einem kurzen Überblick wiedergegeben werden kann, zumal für das Verständnis die Skizzen der Originalarbeit unerläßlich sind. Für die Formbildung der Körperfortsätze kommen zwei Funktionen in Betracht, nämlich einmal der Binnendruck der Leibeshöhle — bewirkt die Turgeszenz der Hypodermisorgane und die Länge der Hypodermisfortsätze — und zweitens die Bewegungsart und Bewegungsrichtung des Cladocerenkörpers, welche von den Körperfortsätzen mitbestimmt wird und welche ihrerseits auf die Gestalt dieser Fortsätze indirekt bestimmend einwirkt. Die Bedeutung des osmotischen Drucks wurde in einer ausführlichen Arbeit von Fritzsche (Intern. Revue 1917, H. 1 u. 2) gewürdigt. Der wirksamste Faktor für die Schwankung des osmotischen Drucks ist die Ernährung. Die Funktion der variablen Fortsätze wurde schon vor dem Krieg von Woltereck in einer größeren Arbeit behandelt (Zoologica 1913), auf die hiermit verwiesen sei. Das wichtigste Ergebnis ist dabei, daß die variablen Fortsätze der Cladoceren nicht, wie man bisher allgemein annahm, Schwebeapparate darstellen, sondern als Balancierorgane und Steuer zur Stabilisierung der Schwimmrichtung und zur Steuerung des aktiv im Wasser sich fortbewegenden Cladocerenkörpers dienen. Durch diese Organe werden die Cladoceren in den Stand gesetzt,

bestimmte Wasserschichten in horizontaler Schwimmbahn einzuhalten, sie bleiben dadurch in den Nahrungsschichten des Nannoplanktons und vermeiden Oberfläche (Surface film), Sprungschicht und Absinken in die Tiefe. Für die Innehaltung bestimmter Schichten sind verschiedene Reize, die das Individuum treffen, als auslösend anzusehen, so vor allem das Lichtgefälle, dann Berührungsreize (Grund, Oberflächenschicht, Erschütterung der oberen Wasserschichten). An Hand instruktiver Skizzen wird dann das Zustandekommen der ungereizten Bewegungsrichtung entwickelt — Ruderschlag, Pendeln, Schwerpunkt, Wasserwiderstand, Steuerung usw. — in deren Mechanismus dann die Reize, vor allem die des Lichts eingreifen. Zwischen Augenmuskeln und Ruderantennen besteht eine reflektorische Verbindung, wodurch der Augenapparat als Regulator der Schlagrichtung der Antennen wirken kann. Läßt man die alte Ansicht von den Schwebearraturen der aktiv schwimmenden Cladoceren fallen, so läßt sich die Funktion der Fortsätze als Steuer zur Erzielung der geradlinigen Schwimmrichtung ausgezeichnet darstellen und verstehen. Dadurch wird auch der Anfangswert kleiner Veränderungen an den Fortsätzen der verschiedenen erblichen Varianten, also der „Selektionswert der Anfangsvarianten“, klar, da jede noch so kleine Änderung am Steuer den Elevationswinkel der Schwimmbahn verändern muß.

Im folgenden Abschnitt entwickelt Verf. die Morphogenese einiger variabler Organe und zwar von Daphnienschale mit ihren besonderen Bildungen (Spina, Rostrum, Ephippium) und Daphnienkopf mit seinen Fortsätzen (Helm und Rostrum). Die Entwicklung dieser Bildungen erfolgt embryonal (im Brutraum) — die Schale aus einer bilateralen Hypodermisfalte, der Kopf aus dem vorderen Drittel des Blastoderms — und postembryonal (in den regelmäßigen Häutungsfolgen). Dabei ist die Zahl der Häutungen bis zur Endform der Geschlechtsreife (Terminalisform) bei den einzelnen Daphnienrassen verschieden fixiert. Skizzen und Tafeln zeigen die Entwicklung in den Häutungsfolgen für verschiedene analysierte Rassen. Verf. sucht dann an Hand einer morphogenetischen Analyse den zellulären Mechanismus der Bildung und Formerhaltung von Schale und Kopf verständlich zu machen. Die Grundlage für alle die Vorgänge ist in der reihenförmigen Anordnung der chitinbildenden Hypodermiszellen zu suchen, an denen sich unter verschiedenen Druckwirkungen die schon oben erwähnten „Hemmungen“ und „Enthemmungen“ des Zellwachstums und der Zellvermehrung abspielen. Bei diesen Prozessen, also dem Wechsel zwischen Hemmung und Enthemmung der Zellteilungen, wird das Auftreten von Varianten begünstigt, es erklärt sich aus der Morphogenese die Formenmannigfaltigkeit der Cladoceren.

Bei der Übersicht der Variabilität bei Daphniden sind als wesentliche Punkte folgende zu beachten. Wir kennen die Erscheinung der „Lokalvariation“ und der „Saisonvariation“. Bei ersterer kann es sich entweder um erblich fixierte Lokalrassen oder um einfache Standortsmodifikationen handeln, bei der zweiten Variationsform liegt eine von der Reaktionsnorm bestimmte Modifikation einer und derselben Rasse vor. Wir müssen dann ferner zwischen erblichen und nichterblichen, also zwischen Geno- und Phänovarianten unterscheiden. Die Varianten selbst kann man wieder aufteilen in 1. Gradvarianten (Helmgröße, Länge der Spina usw.), 2. Zahlvarianten (Zahl der Pinselborsten, der Abdominalzähne usw.), 3. Qualitätsvarianten (Pigmentierung des Nebenauges, Sexualität usw.), 4. Formvarianten (Helmform, Rostrum, Mucronen usw.). Diese vier

Variantenkategorien können zunächst als Phänovarianten auftreten und zwar durch das Milieu (Milieufaktor) oder die Zeit (Zeitfaktor) bedingt. Der Zeitfaktor beispielsweise kommt zum Ausdruck in dem verschiedenen Verhalten der einzelnen Generationen bezüglich ihrer Körperform oder der Sexualität. Bekanntermaßen finden wir zyklische Prozesse, die alle innerhalb der für die einzelnen Rassen typischen Reaktionsnorm ablaufen und vom Wechsel der Milieuwirkungen beeinflusst werden. Hierher gehört auch die Erscheinung der Präinduktion — Nachwirkung einer milieubedingten, experimentell erzeugten Merkmalsänderung auf die nächste Generation (kurzköpfige Hungerformen).

Zu den vom Verf. analysierten erblichen oder Genovarianten gehören als Gradvarianten Zwergwuchs und Riesenwuchs, als Formvarianten Genodifferenzen der Rostrumform und der Spina. Die Unterschiede bei Zwerg- und Riesenwuchs werden in der Hauptsache durch die Zellenanzahl (Verdoppelung von Reihen der Hypodermiszellen), in geringerem Maß aber auch durch die Zellengröße bedingt. Auch hier spielt Hemmung und Enthemmung bei der Zellteilung die entscheidende Rolle. Dieser gleiche Mechanismus findet sich bei den Varianten, die durch Genodifferenzen an Rostrumform und Spina, Helmlänge und -form ausgezeichnet sind, z. B. *Procurva*- und *Retrocurva*-form von *Daphnia cucullata*. Diesen eben besprochenen besonders augenfälligen Varianten steht die Gruppe der kleinsten Phäno- und Genovarianten bei Daphniden gegenüber. Hierzu gehören meristische und formale „Oszillationen“, d. h. intraindividuelle Verschiedenheiten, wie sie an zahlreichen, bilateral oder segmental gebauten, doppelt oder mehrfach vorhandenen Organen vorkommen, so Besonderheiten in den Rautenreihen des Schalenmittelstücks, meist „zufällige“ Phänovarianten. Eine solche oszillierende Labilität findet sich ferner an den vor den Abdominalkrallen gelegenen Chitinzähnen, an gewissen Borstenanhängen usw. Diese meristischen Varianten können auch periodischer Art sein, nämlich in den einzelnen Generationen erhebliche Zahlenunterschiede zeigen. Ferner gehören hierher qualitative Oszillationen, wie Pigmentunterschiede in den Nebenaugenzellen von *Daphnia cucullata* und Sensibilitätsunterschiede, also Unterschiede der einzelnen Rassen in ihrer Reaktion auf bestimmte Milieureize (Helmverlängerung oder -verkürzung, Sexualität usw.), als Geno- und Phänodifferenzen auftretend.

Auf Grund seiner bis dahin erlangten Ergebnisse sucht nun Verf. im letzten Kapitel eine Darstellung des Mechanismus der Cladocerenvariation zu geben. Drei Variationsformen liegen zur Besprechung vor, nämlich die exogenen und endogenen Phänovarianten und die Genovarianten. Bei den milieubedingten exogenen Phänovarianten kommen folgende Faktoren für den Mechanismus in Betracht: der Dehnungszustand der Hypodermis im Augenblick der Häutung, abhängig von der Größe des osmotischen Überdrucks der Leibeshöhle. Dieser wieder ist eine Funktion des Salzgehaltes des umgebenden Wassers, vor allem aber der Beschaffenheit des Blutes, die ihrerseits aus dem Stoffwechsel des Tieres resultiert (Ernährungsfaktor). Für den Mechanismus endogener Phänovarianten bringt Verf. einige Beispiele, so das generationsbedingte Auftreten von Helmen bei *Daphnia cucullata* und *galeata*, wobei Hemmungen und Enthemmungen bestimmter Zellteilungen zugrunde liegen, Vorgänge, die auch für die endogenen Varianten der Borstenzahlen am zweiten und vierten Beinpaar heranzuziehen sind. Eine Hemmung in der Stoffumsatzkette bei der Pigmentbildung ist dann ferner der Grund für das Fehlen



des Pigmentes im Nebenaugen der *Daphnia cucullata*. Auch bei Genovarianten ist der Mechanismus der Hemmung bzw. Enthemmung heranzuziehen, so bei Konstantenänderung der Helmlänge. Nicht sichtbar bleibt dabei die gleichzeitige Veränderung der Keimsubstanz. Es muß die erbliche Fixierung darin bestehen, daß die in der sichtbaren Endsubstanz (Hypodermiszellen) auftretende Hemmung und Enthemmung in der Anfangssubstanz (Ei) irgendwie besonders vorbereitet ist.

In engster Verbindung mit dem Artbildungsproblem steht die bei den Daphnien stark ausgeprägte Labilität einzelner Merkmale (Pleotelie). Sie entsteht dadurch, daß in der Kette von Umsatzvorgängen, die zum ausgebildeten somatischen Merkmal führen, der Endprozeß in einigen Zellbezirken von innen heraus wechselnd reguliert wird. Auch hier haben wir Phäno- und Genolabilität zu unterscheiden, indem bei letzterer periodisch Änderungen in der Beschaffenheit der Anfangssubstanzen eintreten. **Labilität** ist: Verschiebungsfähigkeit des Endprozesses einer determinierenden (merkmalsbestimmenden) Assimilationsreihe, **Variation** ist: Hemmungsverschiebung des Endprozesses einer determinierenden Assimilationsreihe in der einen oder andern Richtung.

Für das Artbildungsproblem sind nach Verf. diese Erscheinungen der Variation und Labilität der Daphnienmerkmale von unbestreitbarer Bedeutung, denn die beobachteten Genovarianten kommen als Ausgangsmaterial einer tiefgreifenden Formänderung in Betracht und ferner finden sich unter den analysierten Varianten Beispiele für die drei oder vier wichtigsten Variationskategorien der Tier- und Pflanzenwelt. Selbst sehr kleine Varianten steuernder Organe (Helm, Spina, Mucronen) können erhebliche ökologische Vorteile darbieten, während andererseits die Auslese bei den pelagischen Cladoceren eine sehr scharfe sein kann. Daher sind alle Voraussetzungen vorhanden für eine typenändernde Wirkung der Selektion. Die für die Cladocerenvariation gefundenen Hemmungsverschiebungen sind nach Verf. sicherlich auch auf andere Organismen zu übertragen. Woltereck erinnert hier an Zwerg- und Riesenwuchs, an pathologische Erscheinungen wie Carcinom, dann an die disproportionalen Verlängerungen und Verbreiterungen von Organen bei Tiefseeorganismen und pelagischen Tieren usw. Durch abwechselnd in der einen oder anderen Richtung verlaufende Hemmungsverschiebungen wird für das Entstehen neuer Formen der Boden bereitet.

Damit schließt der bis jetzt veröffentlichte Teil der Woltereckschen Arbeit. Eine abschließende kritische Würdigung kann, speziell in Hinsicht auf das Artbildungsproblem, erst gegeben werden, wenn auch der zweite Teil vorliegt. Der Hauptwert der Untersuchungen liegt m. E. in der umfassenden und vielseitigen Analyse des Merkmals, in der eingehenden Berücksichtigung aller Momente, die in morphologischer, physiologischer, ökologischer Richtung für die Variationserscheinungen am Daphnidenkörper in Betracht kommen können. Eine Lösung der Frage nach der Artbildung liegt in diesem Teil der Arbeit noch nicht vor. K. Gruber, München.

**Schmidt, Johs. Racial investigations. IV. The genetic behaviour of a secondary sexual character.** Comptes rend. d. trav. du Labor. Carlsberg, 14. Vol., 1920, p. 1—12, with 5 plates.

Im Verlauf seiner Rassenstudien an Cyprinodontiden wurde Schmidt auf eine Varietät von *Lebistes reticulatus* aufmerksam — er entdeckte sie auf

einer Ausstellung von Aquariumfischen —, die sich von der bis dahin von ihm gezüchteten Form durch eine lebhaftere Färbung der Männchen unterschied. Insbesondere fiel auf ein großer schwarzer Pigmentfleck in der Rückenflosse, der in der Regel von einem gelblich-weißen Hofe umgeben war. Das Merkmal ist auf das männliche Geschlecht begrenzt, die Weibchen beider Formen unterscheiden sich nicht.

Es wurden zunächst gekreuzt ein Männchen mit dem Pigmentfleck (Form B) mit einem Weibchen der Form ohne den Pigmentfleck (Form A). Von den 78  $F_1$ -Tieren war ungefähr die Hälfte Männchen, alle mit Pigmentfleck in der gleichen Ausbildung wie bei dem Vater.  $F_1$  wurde unter sich gepaart,  $F_2$  ebenso und so fort bis  $F_5$ . Alle 998  $F_2$ — $F_5$ -♂ besaßen den Fleck. Es trat also keine Spaltung ein. Das gleiche Ergebnis wurde erzielt bei Rückkreuzung eines  $F_1$ -,  $F_2$ - usw. ♂ mit einem Weibchen der Form A; niemals trat ein Männchen ohne den Fleck auf. Umgekehrt war das Ergebnis bei Rückkreuzung eines  $F_1$ -,  $F_2$ - usw. ♀ mit einem Männchen der Form A; allen männlichen Nachkommen fehlt der Fleck, auch hier tritt niemals eine Spaltung ein. Die Männchen sind immer gleich dem Vater, das Merkmal wird niemals durch die Mutter vererbt.

Einige weitere Experimente vervollständigen diese Ergebnisse. Ein Weibchen wurde unmittelbar hintereinander mit einem Männchen mit Fleck und einem Männchen ohne Fleck gepaart. Die  $F_1$ -♂ gehören in diesem Falle teils der einen, teils der anderen Form an. Das bei der Begattung empfangene Sperma kann, nebenbei bemerkt, im Weibchen über ein halbes Jahr lebens- und funktionsfähig bleiben. Ein begattetes Weibchen lieferte in 7 Monaten 7 Bruten, ohne wieder begattet zu sein. Wird aber ein vor mehreren Monaten von einem Männchen z. B. der Form B begattetes Weibchen auf neue von einem Männchen der Form A begattet, so sind die frischen, wahrscheinlich rascher beweglichen Spermien den alten überlegen, was sich darin zu erkennen gibt, daß alle männlichen Nachkommen dem zweiten Männchen gleich sind. Ein Weibchen wurde in gewissen Abständen (nach dem Absetzen einer Brut) mit fünf verschiedenen Männchen gepaart, und zwar abwechselnd mit einem der Form A und einem der Form B. Es lieferte mit der größten Regelmäßigkeit abwechselnd Bruten mit Männchen ausschließlich von der Form A bzw. von der Form B.

Die einfachste Erklärung für die Vererbungsweise des Pigmentflecks ausschließlich durch den Vater ist die, daß die Weibchen die Formel XX, die Männchen die Formel XY haben, und daß der Faktor für den Fleck im Y-Chromosom lokalisiert ist. Es wäre dies der erste Fall eines Nachweises eines Faktors im Y-Chromosom. Bei *Drosophila* hat sich bekanntlich das Y-Chromosom, wenn auch nicht gerade als überflüssig — Männchen ohne Y sind steril —, so doch als „leer“ erwiesen, als Faktoreinträger kommt es nicht in Frage. Dies schließt indessen ja nicht aus, daß es bei anderen Tieren weniger „rudimentär“ ist. Eine zytologische Untersuchung des Falles stellt der Verfasser in Aussicht.

Darauf hingewiesen sei noch, daß, wenn die gegebene Interpretation richtig ist, wir in diesem Falle nicht eigentlich ein geschlechtsbegrenztes Merkmal, ein sekundäres Geschlechtsmerkmal im gewöhnlichen Sinne, vor uns haben. Geschlechtsbegrenzte Merkmale sind solche, deren Entfaltung unter der Kontrolle der Geschlechtshormone steht; bedingt werden sie durch Faktoren, die in Autosomen oder Geschlechtschromosomen lokalisiert sein können. In dem vorliegenden Falle eine Abhängigkeit des Erscheinens von männlichen Hormonen anzunehmen, liegt kein Grund vor. Das Merkmal

erscheint nur deshalb in dem einen Geschlecht, weil sein Faktor im Y-Chromosom liegt, und dessen Anwesenheit stempelt das Tier zum Männchen. Die Lokalisation des Faktors in einem Geschlechtschromosom würde uns berechtigen, von einem geschlechtsgebundenen Merkmal zu sprechen, aber gegenüber den durch im X-Chromosom lokalisierte Faktoren bedingten Merkmalen haben wir wieder insofern einen Unterschied im erblichen Verhalten, als diese in beiden Geschlechtern auftreten können.

Nachtsheim.

1. Rimsky-Korsakow, M. Beobachtungen über Variabilität und Vererbung bei den Schlupfwespen. Mit 7 Textfiguren. Arbeiten d. Naturforsch. Ges. Petersburg. Bd. 51. 1920. S. 89—111. (Russisch, mit deutscher Zusammenfassung.)
2. Whiting, P. W. Rearing meal moths and parasitic wasps for experimental purposes. Journ. of Heredity. Vol. 12. 1921. S. 255—261.
3. Whiting, P. W. Heredity in wasps. A study of heredity in a parthenogenetic insect, the parasitic wasp, *Hadrobracon*. Journ. of Heredity. Vol. 12. 1921. S. 262—266.
4. Whiting, P. W. Sex-determination and biology of a parasitic wasp, *Hadrobracon brevicornis* (Wesmael). Biol. Bull., Vol. 34, 1918, p. 250 bis 256.
5. Whiting, P. W. Studies on the parasitic wasp, *Hadrobracon brevicornis* (Wesmael). I. Genetics of an orange-eyed mutation and the production of mosaic males from fertilized eggs. Biol. Bull., Vol. 41, 1921, p. 42—54.
6. Whiting, P. W. Studies on the parasitic wasp, *Hadrobracon brevicornis* (Wesmael). II. A lethal factor linked with orange. Biol. Bull., Vol. 41, 1921, p. 153—155.

Infolge der parthenogenetischen Entstehung und des haploiden Charakters der Männchen stellen die Hymenopteren für Vererbungsexperimente besonders interessante Objekte dar. In den letzten Jahren ist darauf des öfteren hingewiesen worden. Groß angelegte und systematisch durchgeführte Experimente fehlen aber bisher, oder sind wenigstens noch nicht veröffentlicht worden. Unser bestbekanntes und viel gezüchtetes Hymenopter, die Honigbiene, stellt exakten Versuchen manche Hindernisse in den Weg, von denen das größte das ist, daß sich die Paarung nicht nach Belieben ausführen oder auch nur überwachen läßt. Sehr geeignete Objekte, von denen manche, wenigstens was die Zucht anbelangt, nicht viel hinter *Drosophila* zurückstehen, dürften sich indessen unter den Schlupfwespen finden.

Die Beobachtungen Rimsky-Korsakows sind sehr fragmentarisch, doch teilen wir sie hier mit, da sie an schwer zugänglicher Stelle erschienen sind und zudem doch einige sehr bemerkenswerte Ergebnisse gezeitigt haben. Der Verf. benutzte zu seinen Untersuchungen die wasserbewohnende Gattung *Prestwichia*, und zwar *P. aquatica*, die in den Eiern von Dytisciden schmarotzt, und *P. solitaria*, die in den Eiern von Odonaten lebt. Von *P. aquatica* wurden zwei Rassen untersucht, eine langflügelige (makroptere) und eine kurzflügelige (brachyptere), doch ist das Merkmal auf das weibliche Geschlecht begrenzt, die Flügel der Männchen beider Rassen sind nahezu gleich, und zwar erreichen sie nicht ganz die Länge der Flügel der brachypteren Weibchen. Bei beiden Rassen variiert die Flügellänge entsprechend der Körperlänge der Individuen, jedoch transgredieren die beiden Variationskurven nicht.

Da die Kopulation fast ausschließlich in den Dytisciden-Eiern vor sich geht, ist die Beschaffung sicher unbegatteter Weibchen etwas mühsam; Weibchen und Männchen müssen im Puppenstadium isoliert werden, oder es dürfen nur Wirtseier Verwendung finden, in denen sich bloß Weibchen entwickeln, und diese Eier sind sehr selten. Zwei makroptere Weibchen, gepaart mit Männchen der brachypteren Rasse, lieferten in  $F_1$  ausschließlich makroptere Individuen, heterozygote Weibchen und azygote (also rein makroptere) Männchen. Die  $F_1$ -Weibchen ( $Mb \text{ } \varnothing$ ) wurden rückgekreuzt mit Männchen beider Rassen ( $M \text{ } \sigma$  und  $b \text{ } \sigma$ ). — Es sei hier bemerkt, daß der Verf., der die parthenogenetische Entstehung der Männchen immer wieder ausdrücklich betont, diesen falsche Konstitutionsformeln gibt; die haploiden Männchen dürfen nicht mit  $MM$  bzw.  $bb$  bezeichnet werden, und vor allem gibt es keine  $Mb \text{ } \sigma$ , es sei denn, daß auch einmal aus einem befruchteten Ei ein (diploides) Männchen hervorgeht, worüber aber bisher nichts bekannt ist. —  $Mb \text{ } \varnothing \times M \text{ } \sigma$  ergab lauter makroptere Weibchen,  $Mb \text{ } \varnothing \times b \text{ } \sigma$ , wie zu erwarten, makroptere und mikroptere Weibchen. Die Resultate der reziproken Kreuzungen sind nicht klar. Bei Kreuzung von fünf brachypteren Weibchen mit Männchen der makropteren Rasse sollen nur in einem Falle die  $F_1$ -Individuen makropter gewesen sein, „in den anderen vier Fällen bestand aber  $F_1$  aus brachypteren Weibchen, und die nachfolgenden Kreuzungen mit brachypteren Männchen ergaben ausschließlich brachyptere Formen, die mit makropteren Männchen bloß makroptere“.

Von 11 Kreuzungsversuchen zwischen *Prestwichia aquatica* und *solitaria* gelang nur einer: brachypteres *solitaria*- $\varnothing \times$  makropteres *aquatica*- $\sigma$ .  $F_1$  war hinsichtlich der Flügellänge intermediär mit großer Variationsbreite. Die dunkle Farbe der Abdominalspitze von *aquatica* ist dominant über die helle Farbe von *solitaria*. Sehr bemerkenswert ist das erbliche Verhalten eines Instinktes: die  $F_1$ -Weibchen legen ihre Eier nicht in Odonaten-Eier wie die *solitaria*-Weibchen, der *aquatica* Legeinstinkt ist dominant. Bei Rückkreuzung der  $F_1$ -Weibchen mit *solitaria*-Männchen wurden weibliche Nachkommen erhalten, die teilweise wieder die Odonaten-Eier infizierten. Auch hinsichtlich der Färbung der Abdominalspitze zeigte sich bei diesen Weibchen eine deutliche Spaltung in *aquatica*- $\varnothing$  und *solitaria*- $\varnothing$ , während sie hinsichtlich der Flügellänge polymorph waren. Bei Kreuzung der  $F_1$ -Weibchen mit makropteren *aquatica*-Männchen waren alle Weibchen makropter mit dunkler Abdominalspitze, Legeinstinkt der der *aquatica*-Weibchen. Die Männchen verhielten sich in beiden Fällen gleich: hinsichtlich der Färbung der Abdominalspitze waren sie teils gleich *aquatica*, teils gleich *solitaria*.

So interessant die hier mitgeteilten Beobachtungen sind, und so wünschenswert eine Wiederholung dieser Experimente an größerem Material wäre, so dürfte sich doch *Prestwichia* infolge ihrer Lebensweise für groß angelegte Vererbungsexperimente kaum eignen. Wesentlich günstiger ist die von Whiting benutzte Form, *Hadrobracon brevicornis*, die auf den Raupen der Mehlmotte schmarotzt. Ref., der ebenfalls Untersuchungen mit dieser Schlupfwespe im Gange hat, kann das, was der Verf. über die Zucht des Tieres sagt, vollauf bestätigen. Die Zucht bietet nicht die geringsten Schwierigkeiten. Man muß nur dafür sorgen, daß man die Wirtstiere, die Raupen der Mehlmotte, immer in genügender Zahl zur Hand hat, und das ist ebenfalls unschwer möglich. Man kann die Wespen einzeln oder in größerer Zahl in kleinen Schälchen halten, gefüttert werden die Tiere mit verdünntem Honig oder überhaupt nicht; die Weibchen saugen in diesem Falle an den beigegebenen Mottenraupen, nachdem sie sie gelähmt haben,

während die Männchen längere Zeit auch ohne Nahrung auszukommen vermögen. Die Optimaltemperatur ist für die Tiere  $30^{\circ}$ . In dieser dauert die Entwicklung 10 Tage, in  $25^{\circ}$  12 Tage, bei niederer Temperatur entsprechend länger. Im Eisschrank können die Tiere monatelang ohne jede Schädigung lebend gehalten werden. Die Geschlechter sind schon im Puppenstadium leicht zu erkennen, die Weibchen am Legestachel, die Männchen an den langen Antennen. Da die Tiere meist ruhig sitzen und nur sehr wenig fliegen, ist leicht mit ihnen zu manipulieren, doch können sie auch ätherisiert werden, was sie viel besser vertragen als *Drosophila*. Die mittlere Größe ist die von *Drosophila*, doch schwankt sie sehr ( $3\frac{1}{2}$ — $1\frac{1}{2}$  mm) je nach den Außenbedingungen (reichliche oder spärliche Ernährung), unter denen sich die Tiere entwickeln. *Hadrobracon* ist überhaupt ein vorzügliches Beispiel für die Änderung des Phänotypus mit dem Wechsel des Milieus. In niederer oder mittlerer Temperatur zur Entwicklung gekommene Tiere sind mehr oder weniger schwarz. Je höher die Temperatur, desto mehr tritt an die Stelle des schwarzen gelbes Pigment, und in  $32^{\circ}$  gezogene Tiere sind bis auf die Fazettenaugen, Ozellen und Antennen, die schwarz bleiben, völlig goldgelb.

Während auch im übrigen die Variabilität des Phänotypus sich als außerordentlich weitgehend erwies, konnte der Verf. bisher nur zwei genotypische Verschiedenheiten ermitteln, doch ist es wohl nur eine Frage der Zeit, daß weitere gefunden werden. Das eine erbliche Merkmal ist eine Mutation des Flügelgeäders (Unterbrechung einer Querader), genannt „type“, das andere eine Mutation der Augenfarbe, genannt „orange“. Die Ausprägung des ersten Merkmals ist stark von der Temperatur und von der Größe des Individuums (also der Ernährung) abhängig. Es kommt nur bei hoher Temperatur und großen Individuen zur Ausbildung. Bei Kreuzung eines type-♀ mit einem normalen ♂ sind alle Männchen (günstiges Milieu vorausgesetzt) gleich der Mutter („sex-linkoid inheritance“), die Weibchen sind intermediär. Unbegattet gebliebene  $F_1$ -♀ produzieren nur Männchen, und zwar type ♂ und normale ♂ in gleichem Verhältnis. Die Mutation Orangeauge — normalerweise ist das Auge schwarz — trat bei einem Individuum unter 254 ♂ auf, die von einem unbegattet gebliebenen Weibchen abstammten. Orangeäugiges ♂  $\times$  schwarzäugiges ♀ lieferte schwarzäugige Söhne und Töchter. Diese miteinander gepaart, produzierten schwarzäugige und orangeäugige Männchen in gleicher Zahl, die Weibchen waren wieder alle schwarzäugig, was ohne weiteres verständlich ist, wenn die Männchen haploid sind. Das orangeäugige Männchen wurde weiterhin mit einigen seiner heterozygoten Töchter gepaart. Es entstanden, wie zu erwarten, orange- und schwarzäugige Weibchen und Männchen in gleicher Zahl. Orangeäugige ♀  $\times$  orangeäugige ♂ züchten rein.

Bei der Kreuzung orangeäugige ♀  $\times$  schwarzäugige ♂ sind die männlichen Nachkommen orangeäugig, doch sollen nach des Verf.s Angaben regelmäßig auch einige schwarzäugige darunter sein, was nur so zu erklären ist, daß sie aus besamten Eiern hervorgegangen sind. Gewöhnlich sollen diese „anormalen“ Männchen steril sein. In einigen wenigen Fällen haben sie mit orangeäugigen Weibchen gepaart weibliche Nachkommen geliefert, die orangeäugig waren, was nach des Verf.s Ansicht darauf hinweist, daß die patroklinen Männchen haploide „Mosaikmännchen“ sind, entstanden aus besamten Eiern, in denen jedoch Ei- und Samenkern nicht zur Verschmelzung gekommen sind, sondern sich jeder für sich weiterentwickelt haben. Experimente mit diesen Männchen, in denen auch das zweite Mutationsmerkmal

im Spiele war, sowie einige andere Beobachtungen scheinen ihm eine Stütze für diese Hypothese, der man vorerst etwas skeptisch gegenübersteht, zu liefern. Einige wenige Gynandromorphen wurden erhalten, deren Entstehung der Verf. auf Grund der Boverischen Hypothese erklärt. Aus sicher unbesamten Eiern gingen immer nur Männchen hervor. Das Objekt ist so ideal für experimentelle Studien, daß bald eine weitere Klärung dieser nach den bisherigen Beobachtungen höchst eigenartigen Fortpflanzungsverhältnisse zu erwarten ist.

Nachtrag bei der Korrektur. Durch die Freundlichkeit des Verf. erhielt Ref. inzwischen die ihm bis dahin unzugänglichen drei ausführlichen Arbeiten Whitings (4—6), die die genauen Zahlenangaben bringen. Der Modus der Geschlechtsbestimmung bei *Hadrobracon* ist ganz der gleiche wie bei der Honigbiene, d. h. es gilt die Dzierzonsche Theorie. 135 jungfräuliche ♀ produzierten 9242 ♂, 49 mit ♂ zusammengehaltene, aber wahrscheinlich nicht erfolgreich begattete ♀ produzierten 4141 ♂, 199 begattete ♀ produzierten 5729 ♀ und 8000 ♂. Die Männchen sind haploid, die erste Spermatozytenteilung ist wie bei der Honigbiene abortiv. Eine genaue Untersuchung der Spermatogenese stellt der Verf. in Aussicht.

Das im März 1920 aufgetretene ♂ mit orangefarbenen Augen ergab gepaart mit 6 schwarzäugigen ♀ 383 ♀ und 405 ♂, sämtlich schwarzäugig; schwarz ist völlig dominant. 4 jungfräuliche  $F_1$ -♀ lieferten 326 orangeäugige und 268 schwarzäugige ♂. Der Überschuß an orangeäugigen ♂ weist darauf hin, daß die Lebensfähigkeit der Mutanten nicht herabgesetzt ist. 8  $F_1$ -♀ mit 8  $F_1$ -♂ gepaart lieferten 425 schwarze ♀, 257 schwarze und 239 orangene ♂. Das zuerst aufgetretene orangeäugige ♂ wurde ferner mit 3 seiner heterozygoten Töchter gepaart, es entstanden: 44 schwarze und 59 orangene ♀, 221 schwarze und 243 orangene ♂. Der so gewonnene orangeäugige Stamm züchtet seither rein.

Über die „Ausnahmsmännchen“ bei der Kreuzung orangenes ♀ × schwarzes ♂ werden folgende weitere Angaben gemacht. Insgesamt wurden 33 derartige Kreuzungen vorgenommen. Von diesen gaben 11 ein mit der Erwartung übereinstimmendes Resultat: 183 schwarze ♀ und 445 orangene ♂. Bei 22 hingegen entstanden außer 816 schwarzen ♀ und 889 orangenen ♂ 57 schwarze ♂. 7 von diesen schwarzen ♂ produzierten mit orangenen ♀ nur orangene Töchter, woraus geschlossen wird, daß ihre Augen (bzw. deren Kerne) väterlichen, ihre Gonaden mütterlichen Ursprungs waren. 5 schwarze Ausnahmsmännchen produzierten mit orangenen ♀ nur schwarze Töchter; Augen und Gonaden sind vermutlich väterlichen Ursprungs gewesen. 1 orangenes ♂ produzierte mit orangenem ♀ 11 schwarze Töchter; hier stammte vermutlich das Kernmaterial der Augen von der Mutter, das der Gonaden vom Vater. Für eine partielle oder totale Sterilität der „Mosaikmännchen“ spricht die geringe Zahl der weiblichen Nachkommen aus diesen Paarungen. Die ganze Frage der „Mosaikmännchen“ bedarf indessen, wie oben schon angedeutet, noch sehr der genaueren Prüfung.

In der letzten Arbeit beschreibt der Verf. einen mit dem normalen Allelomorph von orange gekoppelten Lethalfaktor, der in einer der Kulturen auftrat. Er verhindert das Einspinnen der Larven vor der Verpuppung. Durch Crossing-over gelang es, den Lethalfaktor mit dem orange-Faktor zu verbinden, der Austausch erfolgte in 20—25%. Da der Stamm mit dem Lethalfaktor, trotz aller Mühe, die auf seine Erhaltung verwandt wurde, ausstarb, war eine genauere Untersuchung der Wirkungsweise und der Lage des Faktors unmöglich. Nachtsheim.

**Adolf Sperlich: Über phyletische Potenz.** (Bericht über des Verfassers Arbeit: Die Fähigkeit der Linienenerhaltung -- phyletische Potenz, -- ein auf die Nachkommenschaft von Saisonpflanzen mit festem Rhythmus ungleichmäßig übergehender Faktor. Auf Grund von Untersuchungen über die Keimungsenergie, Rhythmik und Variabilität in reinen Linien von *Alectorolophus hirsutus* All. Sitzungsber. der Akad. d. Wissensch. in Wien, mathem.-naturw. Klasse, Abt. I, 128. Bd. 1919, S. 379—475; 4 Textfiguren, 4 Tafeln).

Versuche, bei den außerordentlich ungleich keimenden Samen von *Alectorolophus hirsutus* All. Beziehungen zwischen der Keimfähigkeit und -geschwindigkeit äußerlich vollwertiger Samen und dem Orte ihrer Entstehung, dem Ernährungsgrade der Mutterpflanze, der Art der Bestäubung, der Größe, dem Reifestadium aufzudecken, zeitigten keine eindeutigen Ergebnisse. Es kam daher die Frage in Betracht, ob die Individuen einer Freilandpopulation hinsichtlich der Keimfähigkeit ihrer Samen nicht eine Mischung verschiedener Genotypen darstellen, deren Ausprägung durch Zucht reiner Linien erzielt werden könnte.

Aus Rohernten vom 6., 13., 21. und 30. Juni 1912 vom gleichen Standorte wurden, von einzelnen Kapseln ausgehend, solche reine Linien gezogen: eine Einheitlichkeit der Keimung ihres Saatgutes zeigte sich indes nie. Hingegen trat schon in den ersten Folgegenerationen und später immer klarer zutage, daß sich die Zahl der Abkömmlinge aus späten Rohernten verkleinert. Die betreffenden Linien starben in der Folge, dem Zeitpunkte der Rohernte entsprechend, allmählich ab und schließlich blieben nur mehr Deszendenten der ersten Rohernte übrig. In der ganzen Zeit wurde darauf geachtet, daß die äußeren Lebensbedingungen für alle Linien möglichst gleich seien. Die Einschränkung der Individuenzahl innerhalb der Linien aus späten Ernten ergab sich aus der Zunahme keimungsunfähiger Samen, lebensunfähiger Keimlinge und fortpflanzungsunfähiger Individuen. Die Fortpflanzungsunfähigkeit wiederum äußerte sich bald in verschiedenen Mängeln an den Fortpflanzungsorganen und ihren Produkten, bald starb das werdende Saatgut oder das reifende noch vor dem Aufspringen der Kapsel, bald das im Keimbett liegende früher oder später ab. Gleichwohl waren unter den Pflanzen offenkundiger Schwächung zunächst mehr, in den folgenden Generationen immer weniger Individuen vorhanden, die es zu vollendetster Ausgestaltung brachten, ja vielfach ein luxurierendes Wachstum und hohes Blühvermögen zur Schau trugen und Samen in reicher Zahl erzeugten. Ihre weitere Deszendenz aber offenbarte die angeführten Mängel. Aus der Durchmischung solcher innerlich in verschiedenem Grade geschwächter Pflanzen mit vollkräftigen im Freilande ergibt sich die Unregelmäßigkeit und Ungleichwertigkeit jeder Samenernte.

Hatten die Versuche bisher den Beweis erbracht, daß der Fortbestand der Art nur durch die Deszendenz früher Nodien vollkräftiger Individuen gewährleistet wird, so sollten weitere Versuche zeigen, ob der Wert späterer Nodien einer Pflanze dadurch erhöht werden könne, daß man tiefere Nodien an der Samenerzeugung verhindert oder diese an der ganzen Pflanze herabdrückt. Die Versuche hatten im Gegensatze zu älteren, die sich die Förderung der Nachkommenschaft durch Entfernung reifender Kapseln zum Ziele gesetzt hatten, einen sehr guten Erfolg. Allerdings ist die Ersetzbarkeit früher Keime durch spätere keine vollkommene; die sich im Laufe der Entwicklung ändernde innere Verfassung des Individuums kommt deutlich zum Ausdruck.



Es galt nun, für die aus allen Versuchen sich ergebende Tatsache, daß die Fähigkeit der Arterhaltung den einzelnen Individuen nur in einem bestimmten, von der Aszendenz abhängigen und in der Deszendenz erkennbaren Ausmaße gegeben ist, zunächst ohne eingehendere Determinierung einen neuen Ausdruck zu schaffen, da die üblichen Bezeichnungen, wie Fortpflanzungsfähigkeit, Fertilität, sich mit der neugewonnenen Vorstellung keineswegs decken, ja im Gegenteil sehr fruchtbare Individuen nicht selten, wie wir erfahren haben, wenig oder gar nichts für die Weiterexistenz der Art beitragen. Dem Bedürfnisse kommt der Ausdruck phyletische Potenz entgegen. Wir finden in jedem Individuum den Faktor in bestimmtem Ausmaße, das ihm spätestens bei oder knapp nach der Befruchtung der Eizelle zuteil wurde und weiterhin auf seine Nachkommen in ungleichmäßiger, aus den besprochenen Versuchen klar erkennbarer Weise verteilt wird. Die Unmöglichkeit, spätere Keime frühen Nachkommen durch Unterdrückung der Samenerzeugung in tieferen Nodien vollwertig anzugleichen, und die Tatsache, daß sich die phyletische Potenz auch unter den Deszendenten einer Kapsel sehr verschieden erweist, macht es notwendig, neben dem Individualmaß des Faktors ein von ihm zwar abhängiges, aber mit den einzelnen Entwicklungsschritten des Individuums in enger Beziehung stehendes Nodialmaß der phyletischen Potenz anzunehmen. Das Zusammenwirken der zwei Faktoren erhellt vielleicht am besten aus einem Beispiele, bei dem allerdings der Einfachheit halber nur die Samenkeimung als Anhaltspunkt für die Bewertung der Nachkommenschaft angegeben ist (vergl. Originalarbeit, S. 428).

Ind. Nr. 350 (1917) ist eine große Pflanze aus geschwächter Linie; zwei Seitenzweigpaare, am Hauptsproß zehn blühende Nodien, erste Blüte am 17. Juni, letzte Blüte am 16. Juli. Die Seitenachsen lieferten 52 Samen, die — drei ausgenommen — vor der Keimung abstarben.

Nodien.	Blüten.	Bestäubt am:	Samen.	Es keimten:	Zusammen.
1.	1	19. VI. mit Pollen des 1. Nodiums.	0		
2.	2		3	am 31. XII.: 1 „ 11. I.: 2	3
3.	2	21. VI. mit Pollen des 2. Nodiums.	0		
4.	2		6	am 31. XII.: 3 „ 11. I.: 3	6
5.	1	23. VI. mit Pollen des 4. Nodiums.	3	am 18. I.: 3	3
6.	2		11	„ 18. XII.: 4 „ 31. XII.: 3 „ 11. I.: 3 „ 25. I.: 1	11
7.	2		9	am 31. XII.: 2 „ 11. I.: 4 „ 18. I.: 1 „ 25. I.: 1 „ 8. II.: 1	9
8.	2	26. VI. mit Pollen des 6. Nodiums.	13	am 31. XII.: 5 „ 11. I.: 5 „ 18. I.: 3	13
9.	1	29. VI. mit Pollen des 10. Nodiums.	0		
10.	2		8	starben vor der Keimung ab.	



Die Blüten der ersten zwei Nodien sind im allgemeinen schwach, ihr Pollen ist wenig wirksam, der Pollen des 4. Nodiums ist gut, das 5. Nodium aber jedenfalls in den Samenanlagen noch schwach, im 6. Nodium erreicht das Individuum die Fähigkeit stärkerer Samenproduktion; seine Samen zeigen, soweit sich dies aus der Keimkraft erschließen läßt — streng bewiesen würde es erst in der weiteren Nachkommenschaft — auch die stärkste phyletische Potenz. In dieser Beziehung zeigen sich die gleichzeitig bestäubten Blüten des 7. Nodiums bedeutend schwächer, wie wir annehmen, infolge der stärkeren Inanspruchnahme des verfügbaren Maßes durch das vorhergehende Nodium. Das drei Tage nachher mit Pollen des 6. kräftigen Nodiums sehr wirksam bestäubte 8. Nodium erweist sich wieder keimkräftiger, erschöpft aber zugleich das gesamte Individualmaß phyletischer Potenz; denn weder die schönen Blüten des 10. Nodiums — das 9. ist wieder im allgemeinen schwächer — noch die zwölf Blüten an den zwei Seitenachsenpaaren liefern lebensfähige Samen.

Die Schwächung der phyletischen Potenz, die sich bald früher bald später auch am Individuum selbst offensichtlich ausprägt, führt zudem zu weitgehenden Abänderungen der Organgestaltung und des physiologischen Verhaltens. Als Beispiele für jene seien Tri- und Syntotylie, Polyphyllie der Wirtel, Chorise, Adhäsion und Diremption der Blätter (oft mit Zwangsdrehung der Achse verbunden), Vermehrung der Carpelle und Stamina, Oberlippenadesmie der Blüte, Nanismus, als Beispiele für diese Albinismus und die Alteration des festen Keimungsrhythmus genannt. Besonders der Zwergwuchs, der sich in jeder Nachkommenschaft bald mehr bald weniger bemerkbar macht, beansprucht unser Interesse, da er sich durch mehrere Generationen (im besten der beobachteten Fälle waren es vier) als erblich erwies. Innerhalb der stark eingeschränkten individuellen Entfaltung erwies sich in diesen Fällen die verfügbare phyletische Potenz groß genug, um einzelne Samen zur Erzeugung blühender und fruchtender verzweigter Pflanzen zu befähigen. Dies Ergebnis läßt die Frage berechtigt erscheinen, ob nicht auch viele der bekannten Zwergmutanten, beispielsweise die der *Oenothera* der gleichen Ursache ihre Entstehung verdanken. Vielleicht auch andere Variationen, die zu der Gruppe der sogenannten Verlustmutationen gerechnet werden. Ob sich die phyletische Potenz in ihrer Schwächung an der Alteration des eigentlichen Idioplasmas beteiligt, also im eigentlichen Sinne Mutationsursache wird, bleibt dahingestellt. Denn, wenn auch die Eizelle mit Berücksichtigung der Tatsache, daß die Schwächung der phyletischen Potenz sehr oft erst jenseits der Grenzen des Individuums zur morphologischen Ausprägung gelangt, als Brücke für die Auswirkung der in Frage kommenden Veränderungen angesehen werden muß, so gestatten Kreuzungsversuche mit Individuen verschiedener phyletischer Potenz noch kein abschließendes Urteil. Soweit die Sachlage bisher übersehbar ist, scheint Pollen von Individuen andersartiger innerer Verfassung die Verfassung der Nachkommenschaft einer Mutterpflanze weder zu heben noch zu verschlechtern.

Über das Wesen der phyletischen Potenz kann auf Grund der bisherigen Erfahrungen nur gesagt werden, daß sie mit der Ernährung nicht in unmittelbarem Zusammenhange steht: mit Reservestoffen reich ausgestattete Samen und Embryonen können sich sehr bald als lebensunfähig erweisen oder zu weitgehend innerlich geschwächten Individuen heranwachsen. Vielleicht trifft die Annahme das Richtige, die in der enzymatischen Ausrüstung und deren ungleichmäßiger Verteilung auf die Nachkommenschaft das stoffliche Substrat der phyletischen Potenz sieht. Die fördernde

Wirkung, die das Licht zum mindesten auf die Keimung von Samen geschwächter Pflanzen ausübt, kann hierfür als Stütze herangezogen werden.

Die Versuche haben gelehrt, daß auch in reinen Linien Veränderungen in der Variationsweite bestimmter Lebensäußerungen möglich sind. Genauer dargelegt wurde dies für die Keimung, die Abnahme der phyletischen Potenz prägt sich jedoch überdies in vielfach anderer Weise morphologisch und physiologisch aus. Ob dieser Zusammenhang auch bei anderen Pflanzen wie bei unserer Versuchspflanze besteht, die der Einschränkung der Lebensfähigkeit ihrer Nachkommenschaft auf früh erzeugte Keime zudem ihrem unabänderlichen Keimungsrythmus den Saisoncharakter verdankt, ist noch zu prüfen. Die parasitische Natur der Pflanze, die es ermöglicht, die nicht leicht übersehbaren Ernährungsfaktoren des Bodens durch die in ihrem Ernährungswerte leicht erkennbare Wirtspflanze zu ersetzen, vereinfachte die Versuche wesentlich. Autorreferat.

**Siemens, H. W. Einführung in die allgemeine Konstitutions- und Vererbungspathologie.** Ein Lehrbuch für Studierende und Ärzte. Mit 80 Abbildungen und Stammbäumen im Text. Berlin. Julius Springer. 1921, VIII + 229 S.

Die vorliegende Schrift aus der Feder des bekannten Vererbungstheoretikers will eine Lücke ausfüllen; denn es fehlte bislang ein handliches Buch, das aus dem ungeheuren Tatsachenmaterial das für den Mediziner Wichtige auswählt; es mangelte also an einem Lehrbuch der Konstitutions- und Vererbungspathologie.

Der Inhalt gliedert sich in einen theoretischen und einen praktischen Teil. Im ersten werden die konstitutionspathologischen sowie die vererbungsbiologischen Grundbegriffe dargelegt. Weitere Abschnitte sind den experimentellen und theoretischen Grundlagen der Vererbungslehre gewidmet; ebenso erfährt die zytologische Basis der Vererbungserscheinungen eine Erörterung. Hinsichtlich der Erklärung der Sexualproportion beim Menschen bekennt sich Verf. als Anhänger der Hypothese von Lenz. Nach dieser gelangen die Männchenbestimmer leichter zur Befruchtung als die Weibchenbestimmer, da sie „mit zwei Chromosomen weniger belastet“ sind als die letzteren. Es will dem Ref. scheinen, als wäre hier ein „Ignoramus“ besser am Platze gewesen.

Im praktischen Teil wird zunächst auf die außerordentliche Bedeutung hingewiesen, welche eine sorgfältige Sammlung und Aufzeichnung vererbungswissenschaftlichen Materials beim Menschen besitzt; gerade hier kann der praktisch tätige Mediziner überaus wertvolle Dienste leisten. Das bisher bekannt gewordene Material wird einer kritischen Sichtung unterzogen. In weiteren Unterabschnitten werden Diagnostik, Ätiologie und Therapie erblicher Krankheiten besprochen. Die Darlegungen münden aus in ein Kapitel über rassenhygienische Geburtenpolitik; hier handelt es sich um ein Spezialgebiet des Autors.

Anhangsweise wird ein Überblick über diejenigen Krankheiten gegeben, für die erbliches Auftreten als charakteristisch erkannt wurde. Das Buch wendet sich in erster Linie an den forschenden Arzt; nicht nur dieser letztere Abschnitt, sondern auch der darauffolgende dürfte für diesen von großem Werte sein, denn hier gibt Verf. einen Überblick über die fast täglich sich mehr komplizierende vererbungsbiologische Terminologie.

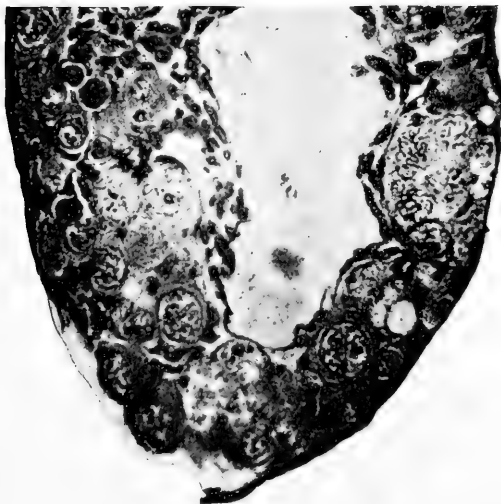
F. Alverdes, Halle.



2



1



4



3

E. Witschi: Vererbung und Zytologie des Geschlechts

Verlag von Gebrüder Borntraeger in Leipzig



Die angegebenen Preise sind die im Mai 1922 gültigen, für das Ausland erhöht. Sie sich durch den vorgeschriebenen Valuta-Zuschlag. Die Preise für gebundene Bücher sind ungebündlich.

## Abhandlungen zur theoretischen Biologie

herausgegeben von

**Professor Dr. Julius Schaxel**

Vorstand der Anstalt für experimentelle Biologie der Universität Jena

*Die Abhandlungen betreffen sich um die Erreichung des Zweckes der Begriffe, in dem die Ergebnisse planmäßiger Forschung vollständig und geordnet Aufnahme finden. Aus der Zusammenarbeit von Biologen und Philosophen sind bisher hervorgegangen*

- Heft 1: **Über die Darstellung allgemeiner Biologie** von Julius Schaxel. Geheftet 39 Mk.
- .. 2: **Das Problem der historischen Biologie** von Richard Kroner. Geheftet 30 Mk.
- .. 3: **Der Begriff der organischen Form** von Hans Driesch. Geheftet 48 Mk.
- .. 4: **Die Gastpflege der Ameisen, ihre biologischen und philosophischen Probleme** von Erich Wasmann, S. J. Mit 1 Abb. im Text und 2 Doppeltafeln. Geheftet 66 Mk.
- .. 5: **Die Verwandtschaftsbegriffe in Biologie und Physik und die Darstellung vollständiger Stammbäume** von Kurt Lewin. Mit 11 Abbildungen im Text. Geheftet 24 Mk.
- .. 6: **Probiologie und Organisationsstufen, eine Hypothese und ihre Anwendung** von Victor Franz. Geheftet 27 Mk.
- .. 7: **Die Grundfiktionen der Biologie** von Julius Schultz. Geheftet 45 Mk.
- .. 8: **Von den Aufgaben der Tierpsychologie** von Bastian Schmid. Geheftet 21 Mk.
- .. 9: **Rassen- und Artbildung** von Friedrich Alverdes. Geheftet 57 Mk.
- .. 10: **Botanische Betrachtungen über Alter und Tod** von Ernst Küster. Geheftet 21 Mk.
- .. 11: **Reiz, Bedingung und Ursache in der Biologie** von Paul Jensen. Geheftet 27 Mk.
- .. 12: **Über den Begriff des Stoffwechsels in der Biologie** von A. Gottschalk. Geheftet 21 Mk.
- .. 13: **Die Beziehungen der Lebenserscheinungen zum Bewußtsein** von Theodor Ziehen. Geheftet 27 Mk.
- .. 14: **Die Teleologie Kants und ihre Bedeutung für die Logik der Biologie** von Emil Ungerer. Geheftet 36 Mk.
- .. 15: **Über umkehrbare Prozesse in der organischen Welt** von Valentin Haecker. Geheftet 21 Mk.

**Ausführliche Verlagsverzeichnisse kostenfrei**

## Inhaltsverzeichnis von Bd. XXIX Heft 1

### Abhandlungen

	Seite
Stein, Emmy, Über den Einfluß von Radiumbestrahlung auf Antirrhinum . . . . .	1 15
Toenniesseu, E., Über die Entstehung erblicher Eigenschaften durch zytoplasmatische Induktion . . . . .	16—25
Toenniesseu, E., Über die Vererbung der Alkaptonurie des Menschen . . . . .	26 30
Witschi, Emil, Vererbung und Zytologie des Geschlechts nach Untersuchungen an Fröschen. (Mit Tafel I) . . . . .	31—68

### Kleinere Mitteilungen

Deutsche Gesellschaft für Vererbungswissenschaft . . . . .	69—72
--	-------

### Sammelreferat

Koehler, Otto, Neuere Arbeiten über hennenfiedrige Hähne . . . . .	73 82
--	-------

### Referate

Rimsky-Korsakow, M., Beobachtungen über Variabilität und Vererbung bei den Schlüpfwespen (Nachtsheim) . . . . .	89
Schmidt, John, Racial investigations. IV. The genetic behaviour of a secondary sexual character (Nachtsheim) . . . . .	87
Siemens, H. W., Einführung in die allgemeine Konstitutions- und Vererbungspathologie (Alverdes) . . . . .	96
Sperlich, Adolf, Über phyletische Potenz (Verf.) . . . . .	93
Whiting, P. W., Heredity in wasps. A study of heredity in a parthenogenetic insect, the parasitic wasp, <i>Hadrobracon</i> (Nachtsheim) . . . . .	89
Whiting, P. W., Rearing meal moths and parasitic wasps for experimental purposes (Nachtsheim) . . . . .	89
Whiting, P. W., Sex determination and biology of a parasitic wasp, <i>Hadrobracon brevicornis</i> (Wesmael) . . . . .	89
Whiting, P. W., Studies on the parasitic wasp, <i>Hadrobracon brevicornis</i> (Wesmael). I. Genetics of an orange-eyed mutation and the production of mosaic males from fertilized eggs (Nachtsheim) . . . . .	89
Whiting, P. W., Studies on the parasitic wasp, <i>Hadrobracon brevicornis</i> (Wesmael). II. A lethal factor linked with orange (Nachtsheim) . . . . .	89
Woltereck, Richard, Variation und Artbildung. Analytische und experimentelle Untersuchungen an pelagischen Daphniden und anderen Cladoceren (Gruber) . . . . .	83

---

Verlag von Gebrüder Borntraeger in Berlin W 35

---

**Die stoffliche Grundlage der Vererbung** von Th. H. Morgan. Professor der experimentellen Zoologie an der Columbia-Universität in New-York. Vom Verfasser autorisierte deutsche Ausgabe von Dr. Hans Nachtsheim. Mit 118 Abbildungen.

Geheftet 120 Mk., gebunden 144 Mk.

---

Ausführliche Verlagsverzeichnisse kostenfrei

BAND XXIX HEFT 2

**ZEITSCHRIFT**  
**FÜR**  
**INDUKTIVE ABSTAMMUNGS-**  
**UND**  
**VERERBUNGSLEHRE**

HERAUSGEGEBEN VON

**E. BAUR** (BERLIN), **C. CORRENS** (DAHLEM-BERLIN), **V. HAECKER** (HALLE),  
**G. STEINMANN** (BONN), **R. v. WETTSTEIN** (WIEN)

REDIGIERT VON

**E. BAUR** (BERLIN)

IN VERBINDUNG MIT

**H. NACHTSHEIM**-BERLIN (REF. ZOOL.), **E. SCHIEMANN**-BERLIN (NEUE LITER.),  
**G. STEINMANN**-BONN (REF. PAL., NEUE LITER. PAL.),  
**F. v. WETTSTEIN**-BERLIN (REF. BOTANIK)

LEIPZIG

VERLAG VON GEBRÜDER BORNTRAEGER

1922

Die „Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre“ erscheint in zwanglosen Heften, von denen vier einen Band von etwa 20 Druckbogen bilden.

Manuskripte, zur Besprechung bestimmte Bücher und Separata, sowie alle auf die Redaktion bezüglichen Anfragen und Mitteilungen sind an

**Prof. Dr. E. Baur, Berlin N 4, Invalidenstraße 42,**

Landwirtschaftliche Hochschule

zu senden; alle geschäftlichen Mitteilungen an die

**Verlagsbuchhandlung Gebrüder Borntraeger in Berlin W 35,**

**Schöneberger Ufer 12a.**

Die Mitarbeiter erhalten für Originalabhandlungen und Kleinere Mitteilungen ein Bogenhonorar von 64 Mk., für Referate 96 Mk., für Literaturlisten 128 Mk. Bei Originalabhandlungen von mehr als drei Druckbogen Umfang wird nur für die ersten drei Bogen Honorar gezahlt. Dissertationen werden nicht honoriert.

Der durch Textfiguren und größere Tabellen eingenommene Raum wird nur bis zu einem Umfang von je einer Seite pro Bogen honoriert.

Außergewöhnlich hohe Korrekturkosten, die durch unleserliche Manuskripte oder größere nachträgliche Änderungen am Texte verursacht sind, werden vom Honorar in Abzug gebracht.

Die Abhandlungen und Kleineren Mitteilungen können in deutscher, englischer, französischer oder italienischer Sprache verfaßt sein. Referiert wird im wesentlichen in deutscher Sprache.

Von den Abhandlungen werden den Autoren 50 Abzüge ohne besonderen Titel auf dem Umschlag kostenfrei geliefert, von den „Kleineren Mitteilungen“ gelangen nur auf besondere, rechtzeitige Bestellung 50 Freiabzüge zur Anfertigung. — Werden weitere Sonderabzüge gewünscht, so ist die Anzahl rechtzeitig, spätestens bei Rücksendung der ersten Korrektur, zu bestellen. Die über 50 Exemplare hinaus gewünschte Anzahl der Separata wird mit 3 Mk. für jeden Druckbogen berechnet. Ein besonderer Titel auf dem Umschlag kostet 120 Mk. Etwa gewünschte Änderungen der Paginierung werden besonders in Ansatz gebracht. Bei mehr als 50 Abzügen gelangt stets ohne besonderen Auftrag ein Umschlag mit besonderem Titel zur Verwendung.

Einseitig bedruckte Sonderabzüge der „Neuen Literatur“ können von den Abonnenten der Zeitschrift zum Preise von 60 Mk. für den Band bei rechtzeitiger Bestellung bezogen werden.



# Species crosses in Rats.

By A. L. and A. C. Hagedoorn.

(Eingegangen 25. Dezember 1921.)

## Introduction.

With few exceptions, the breeding experiments with animals have consisted of analyzing genetic differences which were given in one species, generally a domestic species. Numerous genes have so become known in the domestic mouse, in the laboratory rat, the rabbit, the guinea pig. In these species crossbreeding is so common, that almost all the possible combinations of genes affecting coatcolour have been seen, and can be recognized in their result. This means, that generally we can say with the first authors on the subject that in these groups crossing and subsequent segregation recombine characters. Novel characters, due to novel combinations of genes, can only be expected in this material, when some new animals are imported from other regions. This happened in Darbishire's work when he used Japanese mice for crossbreeding experiments, and again in the work of Castle when he imported South-American domestic cavies.

As soon as we start crossing different natural species, however, matters become more complicated. It has long been recognized by the horticulturists, that speciescrosses produce noveties, new characters. When a new daffodil or a new Canna is introduced, it is to say, if it has never been used for crossing before. It is a common mistake to believe, that the horticulturists value the new species according to its possession of novel characters, which can be recombined with those of the domestic species. Quite apart from its appearance, the new species is valuable, because it is expected, that crossing with this species will produce noveties, novel, hitherto unknown characters. No one but a strawberry specialist would see any merit in a insignificant little plant

from the Andes, only a rosespecialist would care to use a newly imported singleflowered wild rose from Manchuria for crossbreeding purposes. Very often this fact, the use of new species for crossbreeding work, in order to produce novelties, has been interpreted by admiring botanists as an example of the wonderful knowledge, the sure intuition of the plantbreeders. In reality, the plantbreeder is quite in the dark himself. All he counts on, is the fact, that speciescrosses will almost always produce the most astonishing variability in all directions, and great variability is what he is anxious to see. Who could predict, that the glaring brickorange colour of the African marigold, *Dimorphotheca aurantiaca* could be changed to a dozen new and pleasing hues by crossing it to an insignificant yellow marigold, *Calendula pluvialis*? And yet Haage and Schmidt obtained creams, and blues, and pale lilacs and pinks from this cross. Surely, nobody could imagine that from a cross between two very similar *Argemone* species, double flowers and fimbriation and polyccephaly would crop up in the second generation, as we saw at de Vilmorin's.

Speciescrosses produce novelties, new characters. This truth is well recognized by the Horticulturists, and begins to be recognized by Botanists. Geneticians generally are only just beginning to realize, that wholly new characters can be due to crossing. The reason for this lies in the fact, that the determinant conception of heredity has taken such a hold upon the minds of the majority. Crossing evidently recombines genes, and if we conceive of genes as of determinants for characters, we must conclude, that as the result of crossing, characters can be variously combined, but not created de novo. It is evident, that crossbreeding can recombine characters which are each determined by a certain gene, if by the cross these genes, which until now had been present in different forms, could be brought together in one organism.

It is very clear now, that there is no such direct relationship between genes and qualities. We have to conceive of the qualities of every organism as the result of the organism's development, and we know, that this development is a result of the coöperation of a host of developmental factors, some environmental and some inherited. In coöperation with a given set of other factors in the development, a gene will always produce the same effect. But no gene can possibly have any effect in itself, or can produce a certain influence, independent from the nature of the individual in which it occurs.

When we see, that the difference between a certain yellow rat and one of agouti colour is caused by presence in one and absence from the other of one single gene, this gene is not an agoutimaking gene per se. For we find, that it is the same gene, which produces the difference between silver and black, between orange and chocolate. On the other hand, we know, that not all agoutis or blacks distinguish themselves from corresponding yellows by the presence of the same gene; different agoutis may differ from yellows by the possession of different genes. The habit of using letters that recall characters, to designate genes is helping to perpetuate the conception of genes as determinants for characters.

New hereditary characters are due to novel combinations of genes. A gene which has no appreciable influence upon the development of the individuals of species **A** may have quite an appreciable influence upon **B**. To give an example, the gene **B**, which is present in whitebellied agouti, but not in darkbellied agouti rats, has no influence upon the colour of black rats. When we mate a darkbellied agouti species, e. g. *alexandrinum* with a black possessing **B**, e. g. *rattus* the result will be the production of whitebellied agouti young in  $F_2$ , those which contain **B**.

The dominant yellow in the housemouse series, is due to a gene, which is not present in housemice of the other colours. But it may have been derived by crossing from a related non-yellow species, whose further set of genes was such, as to give the animals a colour not made yellow by our gene.

In the genetic work with colours in the housemouse, the authors have generally striven to use the same symbols for the same genes, or at least, when using different symbols, to point out what these stood for in terms of the symbols of the other authors.

This, however is not entirely defensible. If we could be sure that the gene, which in the work of one author differentiated coloured from albino mice, were identical with that which produced such a difference in the material of a second author, it would be altogether right to denote this gene by a common name. Of this, however, we can not be sure without actually making breeding tests. And if we omit these tests we do more harm than good by trying to use identical symbols for these two genes. For such a procedure must actually hinder us from recognizing the fact, that in different series, different genes may produce similar effects. A case in point as illustration. In the

work with mice of one of us, a gene differentiating agouti from non-agouti was found to be transmitted independently from a gene differentiating coloured from albino. But in one series there was found a complete "repulsion" between two such genes. Recently another author, finding that in his material two such genes were wholly independent, actually called in doubt our facts. He would not have done so, if he had realized, that the fact, that a gene differentiates between albino and coloured, does not prove it to be identical with other genes having this influence in other series. In fact, we now see that probably in our own material we had either two different "agouti" genes or two different "pigment" genes.

There is only one safe way of denoting genes, and this is to make the naming as provisional and temporary as we know how. If we use a set of symbols, **A, B, C, D, E**, etc. for the genes treated in a certain paper, and carefully explain what these symbols stand for in this particular paper, we have done all we can to avoid confusion. We have found, that the only reason for affixing a definite symbol to a gene, is a feeling that this gene determines a certain definite quality, wherever it is present, and we know that this idea is erroneous.

In composing this paper, we have used the first letters of the alphabet to denote the genes discovered. These letters do not correspond to those used in our work with mice, not even with those we employed in a former paper treating of these same experiments with rats. Whereas the Horticulturists at least concede, that absolutely new characters in plants often result from crosses, and tend to ascribe the origin of all their novel garden forms to such crosses, the animal breeders and especially the geneticians who have worked with animals, are more apt to ascribe the origin of new characters, shapes, colours, to spontaneous variation, unconnected with crossing. Let us briefly examine the evidence for our contention, that in animals as well as in plants, crossing causes novel characters to appear.

First we have the strongest of circumstantial evidence. In some domestic animals only one species seems to have been taken into cultivation, and no species are closely enough related to this one to produce fertile hybrids. In other domestic animals however, two or more species have been domesticated, or evidence is at hand, showing that fertile hybrids with related species are sometimes produced. Examples of the first kind are the peacock and the guineafowl. Although both birds are among the very oldest of domestic animals, the peacock so

far has produced only three varieties, which are sometimes bred as domestic species, sometimes produced apparently spontaneously from hybrid stock. These are the Japanned, the white and the spotted. No trace of the enormous variability in feathering, shape, size, disposition of the domestic fowl is seen here. In the guineafowl again, variability is almost lacking. There is a white, and a spotted guineafowl and one without specks, but this list exhausts the range of variability.

If we contrast the domestic duck and the fowl to these two species, we see a stupendous variability, hosts of novel characters, new not only in the sense of not being seen in the parentspecies, but in the sense of not existing in the genus. In the duck we see extremes in size which go far beyond the extremes in size in the genus *Anas*, such as that of the miniature calling duck and the Pekin. We see a novel colour of the eggs, black, we find topknots, albinism, partial albinism and black colour, and we meet with a shape and stature not seen in any wild duck. In the duck we know that specieshybrids are quite fertile and have entered largely into the stock of domestic ducks. Turning to the fowl, we meet with a variability in almost every point. Novel shapes of the comb, all kinds of variations in feathers, such as recurvation, absence of barbules, fastigiation, naked quills, horny tips, complete absence of feathers, we see polydactylism, absence of tail, of wings, of comb. In size we have such extremes as the Fighting bantam and the Langshan. In colours, the animals range from black with even the comb and wattles pigmented, through birds with yellow and blue combs down to albinos and partial albinos. Here again we know that hybrids with at least two wild species, *G. furcatus* and *Temminckii* are fertile. In the domestic rodents, which have been used most extensively for genetical investigations, the evidence is not quite as complete up to date. All the colours of the domestic rabbit, of the cavy, of the laboratory rat and the domestic mouse are commonly thought to have originated by loss mutations. Now, in the first place we know, that the variability in these animals is much larger and more diverse than in the peacock and the guineafowl, where lossmutations probably furnished all the variability. But in the second place, a better examination of the animals furnishes some clue as to the origin of these variations. A lossmutation which results in, let us say albinism, does not generally change the animal in anything but in this particular point. In fact, the white peacock or the spotted guineafowl are in no sense but colour different from the wildecoloured birds. They are in no wise better domestic ani-

mals. No long series of generations in cultivation has made these birds any tamer or more suited to life in captivity. They are no more domestic birds than those, which are hatched from eggs gathered in the jungle.

The domestic rabbits however, or the laboratory rats, often differ from wild rabbits or wild rats in colour or shape, and they always differ considerably in disposition. The wild European rabbit, which is alleged to be the main progenitor of the domestic rabbits, is as wild after a few generations in captivity as any wild-caught one. It can not be made to breed in hutches with any regularity. The wild sewerrat, *Mus norvegicus*, which certainly enters largely into the ancestry of our laboratory animals, is very unreliable and vicious, even after generations of cagebreeding. Is it possible to account for the tameness of our small rodents, by assuming that they originated as a result of crossing with some other wild species? We will see in the body of this paper that such is actually the case. In the domestic rabbit, we know that several North-American cottontails are very closely related and may have furnished material for hybridization. The European hare almost certainly produces fertile hybrids with domestic rabbits. The laboratory rat, although it interbreeds with *Mus norvegicus* and produces fertile hybrids, can not be said to be a variety of this rat. In its pure state, as it comes from the Orient, it is considerably smaller, the ears are larger, the eyes larger and fuller, the coat is shorter, sparser and glossier, the tail naked and the skull is approximately intermediate in character between that of *Mus norvegicus* and rats of the *rattus* group.

The domestic cavy differs very much from any wild species, in size, in shape, but also in disposition. Experiments of Blaringhem and Detlefsen have sufficiently shown, that different wild species may be taken into account as progenitors of our tame guineapigs.

So far, no fertile hybrids between species of mice have been produced, unless the oriental domestic mouse is taken to be specifically distinct from the European housemouse. But here again, the difference in disposition between the tame laboratory mice and wild housemice is very striking. Occasional albino housemice have been caught and bred by us for several generations of breeding in cages as wild-caught stock. If it has been crossed however, in other words, if the albinism is due to admixture of escaped mice, selection will soon tone down the wildness of such a strain.

After we had noticed the frequent appearance of novel characters in the descendance of hybrid plants, especially at the grounds of the firm de Vilmorin, we planned a series of crossbreeding experiments with animals, designed to test the possibility that here, as in plants, crossbreeding species would result in new characters. When we did not succeed in obtaining hybrids between the tame mice and related species, we turned our eyes to rats of the *Mus rattus* group. From the experiments of Morgan we knew that hybrids between the roofrat and the houserat were fertile and the material seemed promising. We were fortunate enough to be able to buy Dr. Bonhote's rats when he had to leave for the Orient, and this gave us our start.

### Experimental.

The experiments to be described here are crossbreeding experiments with rats of the *Mus rattus* group. *Mus rattus* is a cosmopolitan group of species, common in the old world, in Europe, Africa and Asia. In colder climates the rats live in houses and warehouses and in such localities there exists only one species, a houserat, which is exceedingly multiform as to size and colour, but which is always found in colonies which are remarkably uniform. Lloyd has studied this phenomenon in British India, and has come to the conclusion that these small groups are essentially small species. The rats used in our work belong to seven species:

- Mus tectorum*, the North African treerat,
- Mus alexandrinum*, the North African houserat,
- Mus rattus*, the West European houserat,
- The *Javanese houserat*,
- The *Javanese treerat*,
- The *Javanese fieldrat*,
- The *fieldrat* from *East Sumatra*.

### Origin of the first novelties.

We began our work with a colony of rats bred by Dr. Lewis Bonhote in England. He had crossed *Mus tectorum* and *alexandrinum*. The former is a typical whitebellied, active treerat, rufous red, with long tail, *alexandrinum* is a graybellied larger rat whose mode of life corresponds entirely with that of the European *Mus rattus*. The hybrids were whitebellied, and among the descendants of these hybrids a minority of graybellied rats were obtained. Dr. Bonhote also obtained a few

yellow rats from his animals. The rats were sent to us in France, and through the ignorance of some customhouse official they were sent back to London, so that ultimately only five animals reached us, all agoutis. Two males, which must have been  $F_3$  animals of the original cross, were bred by us to French houserats, *Mus rattus*. These rats were from a colony taken in a farmhouse in Verrières-le-Buisson, near Paris, where all the rats were large, longtailed typical slaty black animals. We obtained nine  $F_1$  animals, all black, with black belly. Three of these, two females and one male grew up to maturity.

From subsequent experiments, and from the crosses made by T. H. Morgan, we know that white belly is dominant over dark belly, but that the gene, whose presence in agouti rats makes the difference between dark and light belly, has no influence upon undercolour in black rats. Black is dominant over agouti in these rats. As is well known, in the laboratory rat agouti is dominant over black. The colour of the black hybrids, and of the black European houserats generally is quite different from the black of the domestic rat. It is more nearly like the colour of the dominant black coatcolour in some rabbits, studied by Punnett, and called by him black-agouti. The relation between the dominant black and the recessive black in rats has not yet been tested, as no recessive black has yet appeared in the *rattus* group, whereas crosses between these rats and the domestic rats derived from *Mus norvegicus* have never yet resulted in young. We may call **A** the first gene demonstrated by Morgan, the one which distinguishes black from agouti rats in this group. And we will designate with **B** the second gene, the one which is present in whitebellied but absent from darkbellied rats. This lastnamed gene is possibly identical with the gene which has become known in work on housemice, and which distinguishes the bright, intensely coloured chocolates and blacks, and the darker, whitebellied agoutis, from the fade chocolates and blacks and the lighter, darkbellied agoutis. In our rats it is probable, that the black rats with **B** were glossier and more intensely black than those without, but the difference was not as striking as in the housemouse.

The two females from the cross between Dr Bonhote's male and the *Mus rattus* female were first mated back to their father, producing 37 young of which 14 black, 14 whitebellied agouti, 2 graybellied agouti, 1 yellowbellied agouti, 5 yellow, of which one darkbellied, and 1 pearl gray. Of these, 4 were waltzers, and 2 of the whitebellied agouti had white tailtips.



Mated to their brother, one of the females produced in two litters: 8 blacks, 1 darkbellied agouti, 1 yellow whitebelly, 1 chocolate.

These litters furnished us quite a list of novelties. The yellows were to be expected from the experience of Dr. Bonhote.

The silvercoloured animals had a peculiar shade, which was described as dove-coloured by the English ratfanciers, to whom we sent a skin for inspection. It was very nearly like the colour described by mousebreeders as plumsilver. By subsequent breeding work it was discovered, that this colour is related to black in the same way as yellow to agouti.

The origin of the novelties requires some comment. They could be described as due to mutation, but, apart from the fact that this word does not mean very much if we are looking for causes, the numerical relationship of the novelties to the old colours is significant. If these novelties should be due to what the workers with *Drosophila* call "factor-mutations" or point-mutations, they would be produced from heterozygotes for this one factor, and the expectation should be one novelty in four. The proportion in which the novelties appeared however varies, but is much nearer to one in sixteen than to one in four. This is significant. It points to the solution, that in every case the novelty appeared when animals were born, which simultaneously lacked two genes, of which one is present in each parentspecies, and responsible for the corresponding dominant colour. The male must have been heterozygous for a good number of sets of two genes, and his children from wild *Rattus* females must have been heterozygous for several. Let us provisionally give names to these genes. We will then call **C** and **D** the two genes which are absent from yellow rats, but of which one at least must be present in non-yellows, agoutis, or blacks. At first sight it looks as if it should be easy to discover, whether a novelty is due to loss of one gene or to simultaneous absence of two genes, as in the latter case a proportion of fifteen normal to one novelty should be of fairly common occurrence in crosses. But this is not the case. If non-yellow rats of the *rattus* group possess either **C** or **D**, crossbreeding them with **cd**-yellows results in a monohybrid ratio in  $F_2$ . For the yellow mated to the animal with **C** differs from it only in lack of **D** and vice versa. In our later work we repeatedly found, that our novelties behaved as simple recessives in crosses with wild rats. This is of great importance in the light of the interpretation of other novelties, especially in the fruitfly.

We will call **E** and **F** the two genes, which must be absent simultaneously to allow an animal to produce a white tailtip. **G** and **H** are the two genes, whose simultaneous absence is responsible for the waltzing character. Waltzing rats have originated repeatedly in our experiments. Whenever they appeared first, it was always in a proportion recalling one in sixteen rather than one in four. But, as will be seen later, the matter must have been still more complicated in fieldrats.

This origin of waltzing rats throws light upon the origin of the waltzing mouse. Until now, waltzing has never yet appeared in our cultures as a novelty in mice, after a cross between two groups both pure in respect to a set of genes consistent with normal progression. But this may happen any day when we cross housemice of different provenience.

Whereas waltzing housemice are absolutely deaf, we found that waltzing rats can hear apparently normally. Waltzing houserats, or rather waltzing rats produced from houserats and treerats, were more nearly helpless than the waltzing fieldrats we obtained later. For instance we never once succeeded in obtaining a single living young from a waltzing houserat, the mother invariably killing them at the moment of parturition, notwithstanding all our precautions. Waltzing houserats can not climb in the least. Care has to be exercised in selecting nest-material, as they will often entangle their hindfeet in fibrous material when waltzing in the nest. It was found impossible for normal males to mate with the rapidly twirling waltzing females. Waltzing males however did succeed in mating with waltzing females, as they could follow them around as fast as they could go and gradually caught up with them. Waltzing males could breed with normal females.

**I** and **J** we will call the two genes, which must be absent, for an animal to be chocolate instead of black, or cinnamon instead of agouti. We had both whitebellied and darkbellied cinnammons, but all our chocolates were darkbellied, like the blacks and the silvers.

We experienced considerable difficulty in breeding rats of this group. They are sensitive to low temperature, and whereas young females born in spring will sometimes breed the same season, those born later in the summer might be too young to breed that year, and would be apparently past their prime next summer. In the beginning the rats would not breed in cages at all, and we had to devise small ratproof rooms full of suitable material, such as baskets and straw, to

make them breed at all. Our first litters in France were obtained in a brick vaulted room in the ruins of a castle. In Bussum, Holland, we constructed a few little rooms of four feet in all directions, made of asbestos-cement plates, and later we found that some pairs would breed in cages four foot deep and sixteen inches high and wide. In Buitenzorg, Java, we bred our rats in similar cages, and in masonry tanks, of approximately 23 cubic feet content. Later we bred them in tin boxes made on the plan of the herbarium boxes of the Botanical gardens, and here in Berkeley we obtain fairly regular results in using wooden cages of  $8 \times 12 \times 24$  inches, with nestcompartments. Gradually, by a process of unconscious selection, through the fact that only those pairs would have sufficient offspring which did breed in cages, our colony was brought to breed in cages with sufficient regularity. The rats are very susceptible to pneumococcus infections, although they are absolutely immune to paratyphoid, which is such a nuisance in colonies of domestic rats. They require food rich in protein, and apparently thrive best when given fruit, green food and milk or similar things rich in vitamins. The females very often refuse to breed when given too long a rest after the birth of a litter. This is a common condition in rabbits, which is called "going stale" by the rabbitfanciers.

The numbers bred by us are small, especially if compared to the thousands of animals bred by the endowed institutions working with domestic rats. We did what we could with our limited private means. We now turn to those experiments showing the inheritance of factors **C**, **D**, **E**, **F**, **G**, **H**, **I** and **J**.

### Yellow and Silver.

**C** and **D** are the genes which are lacking in yellow and silver, **cd** rats are very light coloured. The parts of the hair, which are yellow in agouti animals seem to have the same colour in these **cd** rats, whereas the blackpigmented parts of the hair are pigmentless. All hairs in these yellow rats have white tips, and the enormous vibrissae are white throughout their length. Our first yellow and silver rats were bred in Bussum, Holland. We continued work with them in Buitenzorg, Java, and in Berkeley, where the strain finally died out.

In these yellow rats, presence or absence of factor **B** makes a difference between whitebellied and darkbellied animals.

Four litters of young were produced from the original whitebellied yellow animals. They contained **19** whitebellied to **7** darkbellied yellows.

Two pairs of these whitebellied rats of the second generation gave: one pair **8** whitebellied and **3** darkbellied, the other pair gave only whitebellied young, **11** in all, of which one waltzer.

We can find records of only one mating between two darkbellied yellows and this produced **8** young, all darkbellied yellow.

Silver animals may or may not contain this factor **B** which in agouti and yellow rats produces a white belly. Its presence or absence makes no difference in the colour of the belly or any part of the coat.

One pair of silvers bred inter se produced **8** silvers, and **3** yellows, of which one darkbellied.

Mating the original silver with a whitebellied yellow produced **7** whitebellied yellows and **6** silvers.

A darkbellied yellow mated to a silver produced **4** white bellied yellows and **5** silvers, the factor **B** having been introduced by the silver parent. There is one litter of four young from a silver female and a darkbellied agouti. **2** young are black, and **2** whitebellied agouti. The agouti parent must have been homozygous for one or both of the factors, which the yellows have less than the blacks and agoutis, and the silver parent has introduced the factor **B**, making the agouti young whitebellied.

One pair of two blacks must have been heterozygous both for factor **A**, for **B** and for either **C**, **D** or both. Their offspring consisted of **10** blacks, **1** darkbellied agouti, **1** whitebellied agouti, **1** silver and **1** whitebellied yellow.

The original pair of darkbellied agoutis, born in the same litters with our first yellows and waltzers gave **14** darkbellied agouti and **5** darkbellied yellow.

### White tailtip.

Two litters from a pair of two whitebellied agoutis contained **11** whitebellied agouti and **4** darkbellied agouti, one of the former having a white tip. This is the second time in which animals with white tips were produced, and in this mating again it is clearly seen that two genes are concerned. In almost all instances however, where such new characters originated by a simultaneous lack of two genes, there was, later shown to be only a difference in one gene between animals with the novel character and related normals. In this mating both animals must have been heterozygous for **E** and **F**, being **EeFf**. Later work with this character must have consisted in crossing **ef** animals to

brothers or sisters having only **E** or **F**, and heterozygous for that one gene. A whitetipped black male mated to a black sister gave 3 young with white tips and 3 without. A whitetipped agouti female to a normal black brother gave 4 whitetipped to 3 with solidly pigmented tails.

In the inheritance of yellow we meet the same thing. Almost in all crosses the yellows show to be different in one gene only from blacks and agoutis. This must mean, that these **cd** animals were seldom mated to **CD** animals but almost always with animals having only **C** or only **D**. From the origin of the yellows we know that probably some species have **C**, and are fully coloured for that reason, whereas other wild species have **D** and are agouti instead of yellow accordingly. A third possibility is the simultaneous presence of **C** and **D** in one species.

### Backcrosses to wild species.

Yellows were mated both to houserats and treerats in Java. From the cross between a whitebellied yellow male to a houserat female we obtained 8 young, all whitebellied agouti, of which only three males survived. Mated back to yellow, one of these gave in two litters 3 whitebellied yellow, 2 darkbellied yellow, 2 darkbellied agouti and 2 whitebellied agouti. Obviously, the houserat contains only one of the two genes, **C** or **D**, and the cross was either **cd** × **Cd** or **cd** × **cd**. The houserat has a dark belly.

One litter of 9 was obtained from a treerat and a yellow female. All were whitebellied agouti. One pair of the **F**<sub>1</sub>'s was mated inter se, producing 17 whitebellied agoutis and 1 yellow whitebellied.

The young were born in a tank and the number of litters was not noted. In this case the proportion of yellows in **F**<sub>2</sub>, which was one among eighteen, proved the treerat to possess both factors **C** and **D**.

### Chocolate.

We never had more than one adult chocolate animal, a female, which refused to breed in Holland, but which in Java produced two litters. The first litter was from a whitebellied agouti male, 7 black young. This shows the presence in chocolate of factor **A**. These young died at a low age. The second litter was from a whitebellied yellow male, 9 blacks, of which one pair was raised. This pair had one litter, 3 blacks and 1 darkbellied yellow, of a very deep shade. From analogy

with the colours of mice and rabbits, it is probable that this animal was related to chocolate as the silvers to black. The numbers are very much too small to decide anything. This is a great disadvantage in work with rats of this group. Especially in the first generations, comparatively few animals can be induced to breed at all. The litters are large, but very far between, and the mortality among the young animals is appalling.

### Waltzing.

As we have stated above, waltzing rats can not be propagated like waltzing mice. The females do not show the slightest interest in the young, which is the most favourable case, or else they mutilate them at the moment of birth. Once we succeeded in obtaining a full litter of young from a waltzing female fieldrat by watching the right moment to take them away to a fostermother. In the houserat-treerat series we never obtained a young rat with a whole skin from any waltzing female.

From a black waltzer with a black normal sister we had one litter, containing **5** normal blacks, **1** black waltzer and **1** agouti waltzer.

From the same male with a darkbellied agouti sister we had **2** black normal young, **1** darkbellied agouti normal, **1** whitebellied agouti normal and **1** whitebellied agouti waltzer. Later on we obtained some more waltzers of different colours in a large cage in which one of the males was a waltzer, and in which were a number of females of different colours.

In Java, we bred a waltzing yellow male to his normal yellow sister and obtained **3** normal and **3** waltzing yellows. From another yellow sister, which must have been homozygous for either **G** or **H** or both, he had **6** normal yellow young.

Young waltzing rats can be sorted out before the eyes are open, in the same way as waltzing mice. When the litter is laid in a row in one's hand, covered with the other hand and quickly turned over, it will be seen that some young rats at once struggle to reverse their position, whereas the waltzers seem indifferent whether they lay on their back or not.

A great many more crosses were made between rats of the houserat-treerat series, than the ones chosen here to show the inheritance of the main genes. In many instances single pairs of rats would not breed, so that we had to make up small colonies of two

males and several females. This was often done to continue strains of particular colours, which were in danger of dying out. It is obvious, that in such colonies the exact breeding of the young produced is unknown. Results of such matings have for this reason not been given in this paper. In Bussum, Holland, our colony of rats of this series generally filled thirty to thirtyfive cages and comprised between **150 to 200** animals.

In Buitenzorg, Java, the Department of Agriculture constructed a rathouse according to our specifications, with a series of ratproof rooms in which the rats could be observed without knowing it, and a number of masonry tanks. The majority of our rats were kept in this building for about a year, and this was the only time in which the cost of our experiments was not entirely defrayed by us. In Java we started the fieldrat series, the work on which was mainly done in Berkeley, Cal., where a fairsized colony of around a hundred rats was kept till the end of the experiments.

#### Crosses between other species.

All through the eight years in which we were breeding the rats, we kept trying to produce hybrids between species less closely related than the houserat and the treerat. The tame laboratory rats, which readily interbreed with *Mus norvegicus*, and must have been derived partly from this species, have been tried in crosses with our houserat-treerat animals and later with fieldrats. We observed, that when male houserats were removed from a cage containing females of their species, with which they had been mating, and put with adult laboratory females, they often copulated with these. Although we observed these cross-matings several times, we never obtained any young. In Berkeley we observed the mating of a fieldrat male and a laboratory female on at least three occasions, with equally negative results.

In Java, crossmatings between houserats and treerats resulted in one litter of four whitebellied agouti young, who escaped before they reached breeding age. As the genotype of the Javanese treerat must be different from the North African one used by Bonhote (see results of crossing it to yellow), we expected more novelties from this cross.

Several mixed pairs of one houserat and one fieldrat were kept in the tanks of the Buitenzorg rathouse for long periods, but no young were ever produced. This is not very surprising if we remember, that houserats only very rarely bred in captivity during our stay there,

unless mated to animals of our mixed, caged strain, whereas only one litter of fieldrats was ever obtained from a mating between caged animals. We are at a loss to account for the curious fact that the fieldrats bred so much more readily in our cages in Berkeley, than they did in their native country.

Treerats bred easily in cages in Buitenzorg, but matings of fieldrats and treerats remained fruitless. As will be discussed when treating of the fieldrat series, however, we have some reason for believing that in nature such crosses do occur. One litter of three young was once obtained from a fieldratfemale and a male of our houserat-treerat strain. The rats did not live to be over a month old, but, as will be seen presently, the fact of their production was rather important.

The Javanese fieldrat is common all over the island, doing considerable damage to crops. It is remarkably uniform throughout its range. The Zoological Museum at Buitenzorg daily received several shipments of rats from the most diverse points. We had the pleasure occasionally to assist the director, Major Ouwens, to analyze the rats sent in. Although houserats from different regions sometimes differed in colour, or size, or skullcharacters, hardly any variability was ever noticeable in the fieldrat material. On some of the sugarplantations, rats were destroyed wholesale by the natives and brought in daily for the premium. In some estates the daily catch frequently amounted to ten thousand animals. Such a mass of animals furnishes excellent material for a study of the variability. Very seldom aberrant rats were found that were not simply treerats, or houserats or animals of an other species. Very rarely however, a pale rat, or a cream one or one with a white spot would be observed.

### **Wildecaught novelties in the fieldrat.**

This general absence of variability makes it more remarkable, that on one estate one day several aberrantly coloured rats were brought in. They happened to be brought in alive, five halfgrown rats of approximately the same age. The manager was so kind as to send them to Buitenzorg. They were two very pale cream rats with black eyes, two very light agoutis, and one albino female with pink eyes. When we left for Berkeley we had one female of each colour sent us from Buitenzorg, along with our other rats.

All three females gave offspring in our cages and permitted us to study the inheritance of four characters, the cream colour, the pale agouti, albinism, and waltzing.



Among the rats from Buitenzorg which reached us safely in California, was a pair of fieldrats, which one of us had caught in a ricefield in South East Sumatra. In all external characters these rats were like the Javanese fieldrats, with the exception of a slightly different taillength.

### **Cream.**

The first character to be treated of is the cream colour of one of the three females. The female was mated to the male fieldrat from Sumatra and gave one litter of 7 darkbellied agoutis. The colour of the underside of these hybrids, like that of all fieldrats is pale grey, with slaty undercolour, we call it dark to distinguish it from the white of the belly of some other rats in the fieldrat series presently to be described.

From two pairs of these  $F_1$  animals, 28 young were obtained, of which 23 agouti, and 5 creamcoloured. No new colours or other novelties were obtained from this cross.

This same cream female, while nursing the first litter, forced her way out of the cage and mated to a darkbellied yellow male of our houserat-treerat series. From this mating she had 3 young, all males, which died when a month old. These were all darkbellied agouti. This shows, that the cream colour in this fieldrat was not due to the same genotypic aberration, which produced yellow colour in the houserat series. We will therefore name it the gene **K**.

### **Pale agouti.**

The pale female, mated to the male from Sumatra had 9 young, all agouti with the normal belly colour of fieldrats.

From one pair of these  $F_1$  animals we obtained three litters of  $F_2$  rats. This gave us 16 agoutis, 5 pales, and 1 albino. The inheritance of the pale agouti colour showed the difference between agouti and pale agouti to be due to one single gene, which we may call **L**. The occurrence of albinism in this  $F_2$  generation requires some comment. If the cream female had been heterozygous for a gene necessary for pigmentation, albinism could be expected to crop out from mating of two heterozygous  $F_1$  young. But in that case there would have been one albino in four, whereas there was only one among twentytwo. This ratio is much closer to one in sixteen, and for this reason the possibility that in this case albinism was due to a simultaneous absence of

two genes, just as yellow colour and waltzing, in the other series, becomes much greater. As, however, the inheritance of albinism in this case could not be tested, the albino young dying young, we refrain from naming two more genes.

One pair of paleagouti  $F_2$  animals was mated and produced 5 pale young. A pale  $F_2$  male was mated to an agouti sister and gave 3 agouti and 3 pale young. All this shows the pale colour to result from absence of another gene from the wildcaught paleagouti female.

### Albinism.

We next turn to albinism. The albino female proved to be very small, even when adult. She was very fertile and produced three litters of  $F_1$  young from the Sumatran male. In all we obtained 21 young, all agouti, but with white bellies. The albino wild female must have carried factor **B**, and have been homozygous for it, **BB**. We will later return to this fact. Before any  $F_2$  animals were born, the white mother was bred to a son from her first litter. From this mating she gave 2 agoutis and 4 albinos. The bellycolour of the agoutis has not been registered.

In all 22  $F_2$  animals were produced from matings of  $F_1$  rats inter se. They comprised 12 agoutis, 10 albinos, of which two waltzers (Exp: 12.6 : 9.8). This is a peculiar ratio to find in such an  $F_2$ . The albinos are far too numerous to make it probable, that the original albino female differed from her normallycoloured mate in only one gene. The ratio 9, which would be obtained if the female lacked two separate genes, the absence of each of which would give albinism, fits much better. We will see from later work with albinism in this family that this is the correct explanation.

One young pair of agouti  $F_2$  rats bred and produced 15 agouti to 4 albinos, which looks like a 3 : 1 ratio. At this point an epidemic made us lose so many of our rats, that we gave up trying to breed them, and killed almost everything, with the exception of a likelylooking pair of albinos, brother and sister,  $F_2$  animals. These did not breed for some time but evidently they recovered, and then produced three litters. To our surprise all these young were agouti like wild rats, 14 in all.

This fact bears out the existence of two factors. The only explanation which fits the facts is, that each of these two rats was homozygous for a gene whose presence or absence makes the difference

between colour and albinism and that these genes were different, one being in this respect **NNmm** and the other **nnMM**. This is a case, which is similar to that discovered by Bateson in the Sweet pea, where two whiteflowered strains of Emily Henderson differed in genotype, and each possessed a gene lacking in the other. In Bateson's case, and in his similar case in poultry, the coloured hybrids gave coloured and white descendants in a 9 : 7 proportion. We were anxious to see the result of our matings of coloured young from two albino parents. Only two pairs could be raised to maturity.

One pair produced 15 agoutis and 8 albinos, and the other pair gave 7 agoutis and 8 albinos. If we add the results, we get 22 agoutis and 16 albinos, which is fairly close to a 9 : 7 ratio. It will remain to be seen whether it will be possible to breed the two kind of albinos, those lacking **N** and those without **M**. There seems to be a slight variability in tinge among our albinos.

We saw that in the  $F_2$  generation, two waltzing fieldrats appeared. It has been found impossible to propagate these rats. The waltzing fieldrats are less helpless than the houserat waltzers, and they are not deaf. But the two females that ever bred in our cages, never took any interest in the young. In the origin of the novel character, we again meet with the fact that it appeared in a proportion suggesting one in sixteen rather than one in four. Whether the two genes, whose simultaneous absence seems to be responsible for the character, are the same genes **G** and **H** as in the other series, is impossible to decide. In fact, the matter seems to have been still more complicated. For when we did succeed in obtaining a full litter of seven diving young, from two waltzing parents, these seven young rats were all normal. This litter was raised by a fostermother in the ratcolony of the Department of Anatomy of this University.

In the series of processes which ultimately lead to the pigmentation and distribution of pigment seen in wild rats, a great many developmental factors play a rôle. Absence of one or more of the genes involved may either result in a different, recessive colour, yellow, or chocolate or cream, but it may also result in albinism. Any link of any importance in the chain of factors necessary for pigmentation may be indispensable for pigmentation. This means that absence of this gene would produce albinism. In a wild species of rats the number of such indispensable links may well be high, so that absence of either **X**, **Y** or **Z** would result in albinism. On the other hand it is not

necessary to assume that every wild species of rats possesses **X**, **Y** and **Z**. A second species may possess **V** and **W**, and have a colour similar to that of the first species. If now the two species are crossed, the hybrids are heterozygous for two or three of these genes.  $F_2$  animals, which do not possess **Z** need not be albinos, they may have **W**, which has a similar influence upon the chain of processes leading to complete pigmentation.

$F_2$  animals without **W** may have **Z**, and need not be albinos, but those who lack both **Z** and **W** will be albinos, possessing a new recessive character. A cross between two similar species may in this way produce recessive novelties, the novelty originating in a ratio of one in 16 or 64. Albinos, when compared to either parent species will be seen to lack only one gene, **W** if compared to the parent-species without it, and **Z** if mated to the parentspecies having **W**, but lacking **Z**.

It may be however that we have a species possessing both **Z** and **W**. Mated to this, our albino would behave as a double recessive.

### Roan.

We saw that three novelties, sports, of aberrant colour were caught on the grounds of one sugarplantation Ketangoengan, two creamyellow animals, two paleagouti and one albino. A few weeks previous to the arrival of these animals we received one adult female from the same plantation, which was spotted all over with small spots of a roan colour. This female gradually became lighter and moulted out into a light silver roan. She stayed in Buitenzorg and did not breed while we had these rats. In Paris, Prof. Dujardin Beaumetz of the Institut Pasteur bred some *Mus rattus*, and gave us a few pairs, among which was a male with the same character, a light silver, the colour of the common black-agouti *Mus rattus* of France, but with a coat heavily interspersed with white hairs.

### Origin of the wild sports.

What can have been the origin of all these novel colours among the rats of Ketangoengan? A few years ago the answer would undoubtedly have been „lossmutation“. It is not so long, since the rôle of crossing as a cause of such variations is rightly understood. When the Geneticians were thinking of genes as of determinants for characters, which each called into being a special organ or quality, it

was impossible to understand how new characters could ever originate from crossing. It is evident, that crossbreeding can recombine characters which are each determined by a certain gene, if by the cross these genes which until now had been present in different forms, could now be brought together in one organism.

The three novelties, four, if we count waltzing, can have taken their origin from a cross. Theoretically this is probable. The little group may have consisted mainly of  $F_2$  animals. Whenever in these wild rats an occasional hybrid is produced, its chances for survival are as those of its purebred relatives. In every generation only a fraction of the rats born, can ever be parents of the next generation, unless we are dealing with a small colony in exceptionally favourable circumstances, which is expanding. The chances that two hybrids mate together are very small indeed, generally a hybrid will mate to an animal of one of the parentspecies, and the genotypic aberration is lost, the hybrid is swallowed up into the multitude. As a result of such a cross, occasional matings between related rats may produce a recessive variety. In our case, the novel characters were not found to occur as they usually do, one among a mass of normal animals. Five aberrantly coloured animals, of three colours were caught in one field. This makes it more than probable, that they were produced in a colony descended from hybrid rats.

Hybrid rats are rare in nature; we do not remember ever having caught a rat which could with any probability be taken for an  $F_1$  animal. But we have seen that in our cages treerats and even one time a fieldrat mated to our complex hybrids and produced offspring. One of us has even observed the mating of houserat males with a female treerat in a state of freedom. The unknown non-fieldrat ancestor of our aberrant fieldrats must have been either a houserat or a treerat. The production of so many novelties makes it improbable, that it can have been a more closely related rat, such as a fieldrat from some other locality.

We saw, that the hybrids between the albino female and the Sumatra fieldrat male had white bellies. Even among our wildcoloured rats of the albino series, some had white bellies and some had the normal belly colour of fieldrats, greywhite with darker underfur. This means, that the albino female carried factor **B**. From our breedingwork we know, that the houserat lacks this factor, and that the treerat possesses it. This points to the latter as to the species whose crossing

into the fieldrat produced our novelties. The houserat is never found far away from buildings, in our garden in Buitenzorg they would hardly venture out upon a trellis to attack our passionfruit. The treerat is more enterprising. It enters houses, where it fights the houserat and occasionally mates with it and it makes foraging trips in the fields. This is an additional reason, why it is much more probable, that the unknown ancestor of our aberrant fieldrats was a rat of this species than a houserat.

It is very improbable, that whatever cross produced the novelties, should have given variation in colour only. The only other character examined is size. The albino female was very small and so were some of her grandchildren. Even after many generations there was a very noticeable variability in size between rats of one litter in this series. Numbers are altogether too small to find out anything definite about a character, so influenced by non-genetic developmental factors, but from the fact that the very small rats seem to form a minority, it appears probable that this small size is recessive compared to normal size.

In disposition our rats differ markedly from purebred fieldrats, which difference may be looked upon as further proof of their origin by crossing. Purebred fieldrats of the Sumatra strain were as wild in the fourth cagebred generation as handreared wildecaught young. It proved wholly impossible to tame these rats, even if they were raised by tame fostermothers. By handling a young rat daily, it is possible in some species to keep it wholly tame. — This is true for *Mus norvegicus*, for the Javanese houserat and the treerat and for the yellow and agouti rats of our hybrid series.

Fieldrats however, and the miniature houserat, *Mus concolor*, can not be tamed, no matter at what low age their education is taken in hand. Young rats of these species will try to run from the hand before their eyes are open, and they will bite if restrained. We have considerable experience with small nervous mammals, but we never succeeded in getting a rat of either species tame. Rats of the albino series however are tamed with relative ease. All our albinos could be safely handled. Even the rats which have never been handled, are considerably less shy than fieldrats of pure breeding, and more active in daytime. In this they resemble houserats or treerats. An unconscious selection, the fact that only those pairs had offspring which would breed in our comparatively small cages, assuredly helped to make these rats

tamer and quieter. But the group must have possessed some potential variability in this respect, for in the pure fieldrats no effect of a number of cagebred generations was seen.

### Conclusions and generalizations.

The main value of the experiments described lies in demonstrating that new characters can originate by crossing, in a way which closely simulates mutation. If, to account for the production of such novelties we can choose between an explanation requiring only a difference in genotype between two phenotypically identical forms, a natural explanation therefore, and an inexplicable phenomenon, the spontaneous loss or creation, or change of a gene, mutation, we prefer the natural explanation.

Had we held to the purely unnecessary assumption that the production of a new, recessive character necessarily proved "mutation", we would never have found the real reason of the production of these novelties. We demonstrated, that such nova, originating as double-recessives, **aabb** from a cross between **AAbb** and **aaBB** are different in only one gene from either parent species. This of course make these cases doubly difficult of analysis.

Is it possible that the classical "unitcharacters" in mice originated in this way? On first sight this seems impossible, because all these novelties, albinism, dilution, waltzing, etc. behave as single recessives.

If in these rats novelties arose in a way, which can be explained but which at first sight looks like mutation, the question arises whether in other similar cases, especially in *Drosophila*, the origin of similar novelties should not be recombination of genes rather than mutation.

Just how easy is it to mistake a case of the production of a double recessive novelty for mutation. The possibility of mistaking the one for the other is indeed very great, if one is not actually expecting the process to happen. In the first place, unless one can make breeding-tests with the ancestors of novelties, which we can do in our mice, but which is wholly excluded in shortlived animals like *Drosophila*, the only proof that a novelty arose as a doublerecessive rather than as a single-recessive mutant lies in the numerical ratio in which it originated. A doublerecessive novum is born among sixteen brothers and sisters with the normal character. A real mutant, differing from its ancestors in one gene, is born as a novelty in a proportion of one in four. The

fact that unexpected "novelties" in *Drosophila* generally crop up in stockbottles with masscultures excludes this test. In the second place, if a novelty arises as an **aabb** novum from the mating of two phenotypically identical, **AAbb** and **aaBB** grandparents, it will, if compared with either the **AAbb** or **aaBB** strain be a single recessive.

How strong in the circumstantial evidence that these novel recessives, and for that matter the novel dominants in this material, can have originated at least in part of the cases by a natural process, recombination of genes? In the first place it should be recalled that in the beginning, when the strain was pure, no mutations were noted for a great many generations. In the second place we know that the wild strain, which is used by these workers as a standard to compare their novelties to, has been repeatedly changed. If all the *Drosophila* material had originated from one original pair, or even from one original strain, origin of novelties by recombination of genes would be out of the question as an explanation.

It is clear that the recombination-hypothesis would be, to these workers especially, a very much more welcome hypothesis than any unexplainable, spontaneous mutation. How can they have missed it, if it should be the true one? The answer is clearly that they did not hope to obtain a causative explanation, that their material was very unfavorable and that their method of comparing every novelty to a wild strain and of naming each gene after the change it brings about in a wild strain, severely handicaps them. It is clear that all the wild strains are phenotypically practically identical. Each wild fly is homozygous for a gene which differentiates it from a whiteeyed one. If we call such a gene "white" or "red" we are apt to forget that it is only one link in the chain of processes resulting in a red eye, and that two wild strains, each homozygous for a gene differentiating it from a white eyed type may possess different "redmaking" genes, and therefore will, when crossed, produce one in sixteen whiteeyed grandchildren.

The objection may be raised that, if a novel character originated as **aabb** from **AAbb**  $\times$  **aaBB**, the gene studied by comparing it to a wild type should not always be one, but sometimes one and sometimes the other, so that we would expect to find "the gene" for the character localized now in one, than in the other chromosome. But it is evident that this objection does not hold true, if the most common wild type is **AAbb** always. An occasional cross with an **aaBB** fly would produce the **aabb** novelty, but in this case, only the gene **A** would be studied.



If in reality this explanation is the correct one in some cases, it is clear, that the authors, whose main interest lies in the localization of the genes, and not in the origin of the novelties, miss the chance of studying and localizing a great many genes.

Is it possible to test this hypothesis? In the first place, it is evident, that if a method of brothersister matings in single pairs were substituted for masscultures, in maintaining stockbottles, eventual new "novelties" could be recognized as singlerecessives or doublerecessives immediately, by the proportion in which they occurred among normal brothers and sisters. In the second place it would certainly be very much worth while systematically to collect a great many wild strains of this fly, *Drosophila melanogaster*, and to cross them in all possible ways, in order to see whether in  $F_2$  new forms, either undescribed or identical with forms already described, would not be a relatively common occurrence. It has been already conceded, that wild flies may differ in what these authors call "specific modifiers", genes which influence characters of varieties, rather than those of wild flies. We venture to prophesy from our experience with rats and mice, that the more satisfactory explanation for the origin of the novelties would at least in many instances be found applicable.

Berkeley Cal. 1921.

### Bibliography.

- W. Bateson, Mendels principles of Heredity. 1902.  
 J. L. Bonhote, Vigour and Heredity. 1915.  
 A. D. Darbishire, Note on the result of crossing Japanese waltzing mice with European albino races. Biometrika. 1902.  
 J. A. Detlefsen, Genetic studies on a cavy species cross. Carnegie Inst. Publications. 1913.  
 A. Hagedoorn, The Genetic Factors in the development of the housemouse. Zeitschr. f. indukt. Abst.- u. Vererbgs. 1911.  
 A. C. and A. L. Hagedoorn, Rats and Evolution. American Naturalist. 1917.  
 — The relative value of the processes causing Evolution. 1921.  
 C. C. Little, Experimental study of the inheritance of colors in mice. Carnegie Inst. Publications 1913.  
 T. H. Morgan, The physical basis of heredity. 1919.  
 R. C. Punnett, Inheritance of Coat colour in rabbits. Journal of Genetics. 1912.

# Vererbungsversuche über die Blütenfarbe bei *Portulaca grandiflora*.

Von S. Ikeno.

(Eingegangen am 28. Oktober 1921.)

*Portulaca grandiflora*, die in Brasilien einheimisch ist und in Japan als Zierpflanze häufig kultiviert wird, ist eine kleine, fleischige, mit fast nadelförmigen Blättern versehene Pflanze. Sie gehört zu der Familie der Portulacaceen, von denen *Portulaca oleracea* als gemeines Unkraut wohl bekannt ist. Bei *P. grandiflora* hat jede durch ihre Zierlichkeit ausgezeichnete Blüte zwei Kelchblätter, fünf oder sechs Kronenblätter, zahlreiche, aus fünf Staubblättern durch Verzweigung entstandene feine Staubfäden, und schließlich einen, mit einem langen Griffel und fünf oder sechs strahlenden, auch ziemlich langen, behaarten Narben versehenen Fruchtknoten. Die daraus entwickelte Deckelkapsel enthält eine große Anzahl von feinen nierenförmigen Samen, deren Keimfähigkeit nicht selten sehr niedrig ist.

Die Farbe der Kronblätter, die immer vom Zellsaft, niemals von den Chromoplasten herrührt, ist mannigfaltig: weiß, gelb, orange, fleischfarbig, rot oder purpurn (= „magenta“ der Engländer). Bei den weißblühenden Sippen sind sowohl Stengel als Blätter grün, während Staubfäden und Griffel weiß sind<sup>1)</sup>. Dagegen bei den Sippen mit farbigen Kronblättern sind Stengel und Blätter mehr oder minder rötlich, während Staubfäden und Griffel entweder rot oder purpurn sind.

Um die Erbliehkeitsverhältnisse von solchen verschiedenen Blütenfarben kennen zu lernen, habe ich seit 1915 eine Anzahl von Kreuzungen zwischen den verschiedenen Sippen ausgeführt. Wenn auch meine diesbezüglichen Studien noch im Gange sind, wird eine Abhandlung, die die

<sup>1)</sup> Ausgenommen die sog. „pseudoweissen“ Sippen. (Vergl. III, c.)

soweit gewonnenen Untersuchungsergebnisse enthält, doch bald im „Journ. Coll. Agric., Imp. Univ., Tôkyô, Vol. VIII, Part 1“ erscheinen. Da die letztere Zeitschrift den europäischen Genetikern nicht besonders leicht zugänglich sein dürfte, erlaube ich mir, in dem vorliegenden Aufsatz meine hauptsächlichsten Resultate kurz zu schildern. Für die ausführlichere, mit den nötigen Abbildungen ausgestattete Beschreibung vergl. die oben zitierte Zeitschrift.

## I. Über die Erbfaktoren C, G und R.

Meine Studien über die fleischfarbigen und die pseudoweissen Sippen sind noch nicht vollendet, so daß eine Diskussion über dieselben hier ausgeschlossen ist. Die Erbliehkeitsverhältnisse der Blütenfarbe bei allen anderen Sippen sind ziemlich einfach, ich konnte dabei nur vier Erbfaktoren nachweisen, die durch die Buchstaben C, G, R und B bezeichnet werden.

C ist der Grundfaktor für jegliche Farbe überhaupt, so daß die Blütenfarbe aller cc-Pflanzen weiß ist<sup>1)</sup>, während dieselbe aller, die einen oder zwei C enthalten (d. h. Cc oder CC), orange ist.

a) Die Kreuzung orange  $\times$  weiß oder weiß  $\times$  orange ergibt in beiden Fällen orangeblühende F<sub>1</sub>-Pflanzen, die in F<sub>2</sub> die folgende Aufspaltung gezeigt haben:

	orange	weiß	Summe
gefunden . . . .	81	29	110
gerechnet . . . .	82,5	27,5	

so daß hier eine typische monohybride Spaltung vorliegt, was ferner durch die Kultur der weiteren Generationen bestätigt wurde.

b) Die Kreuzung gelb  $\times$  weiß ergibt gelbe F<sub>1</sub>-Pflanzen. In F<sub>2</sub> haben wir daraus:

	gelb	orange	weiß	Summe
gefunden . . . . .	71	23	37	131
gerechnet	nach 9 : 3 : 4 Schema	73,69	24,56	32,75
	nach 2 : 1 : 1 Schema	65,50	32,75	32,75

Wie man in der Tabelle sieht, kann man hier, lediglich auf die Resultate der F<sub>2</sub>-Generation gestützt, die Spaltung entweder als eine monohybride oder eine dihybride deuten, so daß, ob sie wirklich zur

<sup>1)</sup> Wie unten erörtert, gibt es bei weißblühenden Pflanzen drei genotypisch verschiedene Sippen. Die hier angeführte Pflanze ist die genotypisch einfachste. Betreff der anderen weißen Sippen vergl. III.

einen oder andern Art gehört, durch die  $F_3$ -Kultur entschieden werden müßte. Es ist klar, daß bei der 2:1:1-Spaltung alle orange  $F_2$ -Pflanzen homozygotisch, während bei der 9:3:4-Spaltung einige davon heterozygotisch sein müssen. Daß wir es im vorliegenden Falle mit einer Spaltung der letzteren Art zu tun haben, kann man aus der Tatsache schließen, daß wir ein orangefarbenes  $F_2$ -Individuum bekommen haben, das in  $F_3$  die Spaltung in 9 orange : 2 weiß gezeigt und sich somit als heterozygotisch erwiesen hat. Wir können daher weiße und gelbe Eltern **ccgg** resp. **CCGG** nennen, wenn wir den Faktor, der die durch **C** verursachte orange Farbe in gelb umwandelt, durch den Buchstaben **G** andeuten; woraus wir sehen, daß wir die oben zitierte heterozygotische orange Pflanze **CcGg** heißen müssen.

c) Der Erbfaktor, den ich durch den Buchstaben **R** bezeichnete, wandelt die durch **C** verursachte orange Farbe in die rote um, so daß die rote  $F_1$ -Pflanze aus rot  $\times$  orange oder orange  $\times$  rot in  $F_2$  auch eine monohybride Spaltung zeigt, so z. B.:

	rot	orange	Summe
rot $\times$ orange . . .	21	6	27
orange $\times$ rot . . .	27	11	38
gefunden (Summe) . .	48	17	65
gerechnet . . . . .	48,75	16,25	

Demnach müssen wir rote Pflanzen **CCRR** und orange Pflanzen **CCrr** heißen.

## II. Über die purpurne Blütenfarbe und die genetischen Beziehungen zwischen den Faktoren **R** und **B**.

a) Die Kreuzung purpur  $\times$  rot ergibt purpurne  $F_1$ . In  $F_2$  haben wir:

	purpurn	rot	Summe
gefunden . . . . .	126	30	156
gerechnet . . . . .	117	39	

d. h. eine typische monohybride Aufspaltung. Wir können somit Purpurfarbe durch **CCRRBB** und Rot durch **CCRRbb** bezeichnen und daraus schließen, daß der Faktor **B** mit **C** und **R** zusammenwirkt, um die durch **C** und **R** ermöglichte rote Farbe in die purpurne umzuändern. Hier möchte ich noch die Tatsache hervorheben, daß weitere Experimente uns gezeigt haben, daß **B** ohne Gegenwart von beiden **R** und **C** ganz wirkungslos bleibt.

b) Wir haben früher gesehen, daß der Unterschied zwischen weiß und orange durch **C** (vergl. **I, a**) und derjenige zwischen orange und rot durch **R** hervorgerufen wird (vergl. **I, c**). Als nun die Tatsache festgestellt wurde, daß die roten und die purpurnen Sippen sich durch die Ab- und Anwesenheit eines Faktors **B** voneinander unterscheiden, so konnte man vielleicht zur Annahme geführt werden, daß die  $F_1$ -Pflanzen, entweder aus weiß  $\times$  purpurn oder purpurn  $\times$  weiß, eine trihybride Spaltung zeigen müssen, da purpurn = **CCRRBB**, weiß = **ccrrbb** und somit  $F_1 = \text{CcRrBb}$ . Daß dem nicht so ist, wird man im folgenden sehen.

Die  $F_1$ -Pflanzen aus jeder der soeben erwähnten Kreuzungen blühen purpurfarbig. In  $F_2$  haben wir:

	purpurn	orange	weiß	Summe
purpurn $\times$ weiß . .	126	51	55	231
weiß $\times$ purpurn . .	16	2	10	28
gefunden (Summe) . .	142	53	65	260
gerechnet . . . .	146,25	48,75	65,00	

Die Tabelle zeigt uns, daß hier wir keineswegs mit einer trihybriden, sondern mit einer dihybriden Spaltung nach dem Schema 9:3:4 zu tun haben, was durch die  $F_3$ -Kultur völlig bestätigt wurde. Weiter, wie man in der Tabelle sieht, haben wir dabei keinen einzigen roten Nachkommen bekommen, der ausgespalten worden wäre, wenn wir vor uns eine trihybride Spaltung hätten, da wir dann 27 **CRB** : 9 **CRb** : 12 (**CrB** + **CRb**) : 16 (**cRB** + **crB** + **cRb** + **crb**) = 27 purpurn : 9 rot : 12 orange : 16 weiß erwarten<sup>1)</sup>.

Die Tatsache, daß wir im vorliegenden Falle eine dihybride Spaltung statt der theoretisch zu erwartenden trihybriden haben, dürfte leicht verständlich sein, wenn man annimmt, daß die beiden Faktoren **R** und **B** in absoluter Weise verkoppelt sind und genau wie ein einziger Faktor wirken, da purpurn = **CCPP**, weiß = **ccpp** und  $F_1 = \text{CcPp}$  ist, wenn wir die gekoppelten Faktoren **R** und **B** durch einen Buchstaben **P** repräsentieren. Wenn nun diese zwei Faktoren immer in absoluter Koppelung verbleiben und wie ein einziger Faktor wirken würden, so wäre der wirkliche Nachweis dieser Koppelung selbstverständlich ganz unmöglich und meine Vermutung, daß **R** und **B** festgekoppelt seien, müßte hypothetisch bleiben. Glücklicherweise wird diese Koppelung zeitweise durchbrochen, wodurch man

<sup>1)</sup> Wie oben erörtert, bleibt **B** ganz wirkungslos ohne Gegenwart von beiden **C** und **R**, so daß die **CrB**- und die **crB**-Zygoten orange resp. weiß sind.

meine Vermutung experimentell begründen kann, wie man bald unten sehen wird.

c) Die Kreuzung purpurn  $\times$  orange ergibt purpurne  $F_1$ -Pflanzen. In  $F_2$  haben wir:

	purpurn	orange	Summe
gefunden . . . .	151	73	224
gerechnet . . . .	168	56	

Wenn auch bei dieser Spaltung die Differenz zwischen den gefundenen und den theoretisch errechneten Zahlen der Nachkommen etwas groß sein mag, so glaube ich doch, daß wir dabei eine 3:1-Spaltung haben, d. h. purpurn = **CCRRBB**, orange = **CCrrbb**,  $F_1$  = **CCRrBb** und  $F_2$  = 1 **CCRRBB** + 2 **CCRrBb** + 1 **CCrrbb** = 3 purpurn + 1 orange.

Aus Obigem sieht man, daß auch hier **R** und **B** in absoluter Koppelung verbleiben, wie in den oben beschriebenen Kreuzungen purpurn  $\times$  weiß und weiß  $\times$  purpurn.

Wenden wir uns jetzt der  $F_3$ -Generation zu. Da, wie oben erwähnt, die  $F_2$ -Generation 1 **CCRRBB** + 2 **CCRrBb** + 1 **CCrrbb** umfaßt, kann man theoretisch dabei erwarten, daß 1. alle orange Pflanzen homozygotisch und 2. die purpurnen teils homo- und teils heterozygotisch sind, was ich durch die  $F_3$ -Kultur bestätigen konnte, nämlich:

1. 12 orange  $F_2$ -Pflanzen haben in  $F_3$  nur die orangen Nachkommen erzeugt und keinen einzigen andersfarbigen; die Zahl der Individuen beträgt im ganzen 201;

2. betreff der 22 purpurnen  $F_2$ -Pflanzen kann man zwei Klassen unterscheiden, und zwar habe ich dabei gefunden, daß unter 20 Pflanzen im ganzen 8 zu der ersten und 11 zu der zweiten Klasse gehören. Die zur ersten gehörenden Pflanzen haben in  $F_3$  im ganzen die folgende Nachkommenschaft gegeben:

	purpurn	orange	Summe
gefunden . . . .	58	18	74
gerechnet . . . .	55,5	18,5	

d. h. eine typische monohybride Spaltung, woraus man sieht, daß auch hier **R** und **B** absolut verkoppelt und somit nur die Gameten **CRB** und **Crb** entwickelt sind. Dagegen haben merkwürdigerweise die Pflanzen der zweiten Klasse im ganzen die folgende Nachkommenschaft ergeben:

purpurn	rot	orange	Summe
181	20	64	265

Hier nehmen wir das Vorkommen der roten Pflanzen wahr, die bei den Pflanzen der ersten Klasse nicht aufgefunden worden sind, und es ist kaum zweifelhaft, daß diese Erscheinung dem Bruch der absoluten Koppelung von **R** und **B** zu verdanken ist. Gehen wir nun dazu über. Wenn bei **CCRrBb**-Pflanzen die Gameten **CRB**, **CrB**, **CRb**, **Crb** im normalen Verhältnis 1 : 1 : 1 : 1 gebildet würden (d. h. vollständiger Bruch der Koppelung!), müssen wir theoretisch 149 purpurn : 50 rot : 66 orange (= 9 : 3 : 4) und somit 18,9% rot erwarten. In Wirklichkeit haben wir, wie schon gesagt, 181 purpurn, 20 rot, 64 orange, d. h. nur 7,6% rot bekommen. Daher ist die Zahl der roten Nachkommen viel zu klein, um auf die Gametenbildung im Verhältnis 1 : 1 : 1 : 1, d. h. auf den vollständigen Bruch der Koppelung, schließen zu können, und es ist kaum zweifelhaft, daß hier die absolute Koppelung zwischen **R** und **B** sich in eine teilweise umgewandelt hat. Es müßte also unsere nächste Aufgabe sein, die Zahlenverhältnisse der durch diese teilweise Koppelung erzeugten Gameten festzustellen, wofür ich die in der folgenden Tabelle erörterten Zahlen bekommen habe:

		Phänotypen			
		<b>CRB</b>	<b>CRb</b>	<b>CrB + Crb</b>	Summe
gefunden	. . . . .	181	20	64	265
gerechnet	nach 5 : 1 : 1 : 5 Schema	178,5	20,2	66,2	
	nach 6 : 1 : 1 : 6 Schema	181,2	17,6	66,2	

Es leuchtet ein, daß die in Rede stehende Koppelung zum 5 : 1 : 1 : 5- oder 6 : 1 : 1 : 6-System, oder wenigstens zu denselben ähnlichen gehört.

Fassen wir das oben Geschilderte kurz zusammen. Die  $F_1$ -Pflanze aus purpurn  $\times$  orange hat sich in  $F_2$  nach dem monohybriden Schema aufgespalten (3 purpurn : 1 orange), da **R** und **B** absolut verkoppelt sind, aber in  $F_3$  findet bei einigen purpurnen Nachkommen ein teilweiser Bruch der Koppelung statt, so daß die  $F_3$ -Generation außer den purpurnen und orangen eine Anzahl von roten Nachkommen umfaßt.

Um die oben geschilderten Verhältnisse nach der bekannten Morganschen Chromosomenhypothese zu deuten, kann man annehmen, daß die Faktoren **R** und **B** in einem und demselben Chromosom liegen, und zwar sehr nahe nebeneinander; sie sind daher gewöhnlich miteinander festgekoppelt, aber gelegentlich findet ihr Austausch zwischen den homologen Chromosomen statt („crossing-over“). Die Gametenreihe ist dabei annähernd 5,5 : 1 : 1 : 5,5 (5,5 = Mittel von 5 und 6 bei den oben erwähnten zwei Systemen), so daß der Austauschwert („crossover“)

und der Koppelungsgrad („non-crossover“) 15,4% resp. 84,6% betragen: mit anderen Worten, die korrelierte Vererbung von **R** und **B** wurde bei  $F_2$  in 15,4% der Fälle durchbrochen. Damit soll die Richtigkeit meiner oben ausgesprochenen Annahme ans Licht kommen, daß die dihybride Aufspaltung in der  $F_2$ -Generation bei den Kreuzungen purpurn / weiß und weiß / purpurn der absoluten Koppelung zwischen diesen beiden Faktoren zuzuschreiben ist (vergl. II, b), da jetzt diese Annahme auf experimenteller Grundlage sichergestellt wurde.

Die Umänderung des Koppelungsgrades wurde schon bisher in wenigen Fällen nachgewiesen, aber sie beschränkte sich im allgemeinen auf gelegentliche Beobachtungen, ausgenommen die experimentellen Studien von Plough<sup>1)</sup>: es ist ihm gelungen, bei *Drosophila* durch die Wirkung verschiedener Temperaturen den Koppelungsgrad künstlich umzuändern.

d) Im Anschluß an die oben geschilderte Koppelungserscheinung bei *Portulaca* möchte ich unten kurz auf das, was Baur<sup>2)</sup> und Punnett<sup>3)</sup> bei ihren Kreuzungsversuchen über *Aquilegia* und das Kaninchen beobachtet haben, hinweisen.

Bei *Aquilegia* und dem Kaninchen wurden nämlich von beiden Autoren die folgenden Kreuzungen ausgeführt:

1. <b>aaBB</b> × <b>aabb</b> (grün) (chlorina)	} <i>Aquilegia</i>
2. <b>AAbb</b> × <b>aabb</b> (variegata) (chlorina)	
3. <b>aaBB</b> × <b>AAbb</b> (grün) (variegata)	
1. <b>CCSS</b> × <b>CCss</b> (ganzfarbig) (Himalaja)	} Kaninchen.
2. <b>CCss</b> × <b>cess</b> (Himalaja) (albinotisch)	
3. <b>CCSS</b> × <b>cess</b> (ganzfarbig) (albinotisch)	

Bei diesen Kreuzungen haben Baur und Punnett nachgewiesen, daß in jedem Falle die  $F_2$ -Generation aus annähernd drei dominanten und einem rezessiven Nachkommen besteht. D. h. trotzdem bei 3. von

<sup>1)</sup> Journ. Expt. Zool. Vol. 24. 1917. p. 147—209.

<sup>2)</sup> Zeitschr. ind. Abst.- u. Vererbgs. Bd. 6. 1912. p. 215—216.

<sup>3)</sup> Journ. Genetics. Vol. 2. 1912. p. 236—237; auch ebend. Vol. 5. p. 45—46.



jeder von diesen zweierlei Kreuzungsserien beide Eltern sich je durch zwei Faktorenpaare **A** und **B**, resp. **C** und **S**) voneinander unterscheiden, so nimmt man doch in  $F_2$  eine monohybride Aufspaltung statt der dihybriden wahr. Diese merkwürdige Tatsache führte beide Autoren zur Annahme, daß in *Aquilegia* (**A** und **B**, im Kaninchen **C** und **S** absolut verkoppelt seien. Zwar macht diese Annahme die ganze Erscheinung leicht begreiflich, und doch ist sie bloß eine Vermutung. Zum Vergleich ziehen wir die folgenden *Portulaca*-Kreuzungen heran:

1. **CCRRBB** × **CCRRbb** (vergl. II, a)  
(purpurn) (rot)
2. **CCRRbb** × **CCrrbb** (vergl. I, c)  
(rot) (orange)
3. **CCRRBB** × **CCrrbb** (vergl. II, c).  
(purpurn) (orange)

Die große Ähnlichkeit dieser Kreuzungsserien mit den oben erwähnten bei *Aquilegia* und dem Kaninchen springt sofort in die Augen, umso mehr als bei allen diesen *Portulaca*-Kreuzungen und somit auch bei 3. wir in  $F_2$  eine monohybride Spaltung beobachten, wie man früher gesehen hat. Wie soeben geschildert, wurde bei *Portulaca* die Tatsache der absoluten Koppelung zwischen **R** und **B** experimentell sichergestellt. Ihr ganzes Verhalten entspricht genau dem, was Baur und Punnett bei **A** und **B**, resp. **C** und **S** vermuten, und deshalb dürften meine Studien über die Koppelungserscheinungen zur experimentellen Begründung der Hypothese von beiden Autoren beitragen.

### III. Über die weißen Sippen.

Bezüglich der Pflanzen mit weißen Kronenblättern gibt es drei genotypisch verschiedene Sippen, die weiter unten durch die Bezeichnungen I, II und III unterschieden werden. Oben ist lediglich von weiß-I die Rede gewesen, die genotypisch die einfachste ist. Diese Sippe ist durch **ccrrbb** zu bezeichnen und ihr Erbliehkeitsverhalten wurde schon erwähnt. Bei weiß-II ist die Farbe der Kronenblätter im allgemeinen rein weiß, aber ausnahmsweise zeigen sie einige mehr oder minder breite purpurne Streifen oder Pünktchen; die Staubfäden sind gewöhnlich weiß, aber selten sind einige davon purpurn. Diese Sippe muß man **ccRRBB** heißen, wie die zwei folgenden Kreuzungen es uns klar zeigen.

a) Die Kreuzung weiß-II  $\times$  purpurn gibt purpurne Nachkommen. In  $F_2$  haben wir (10  $F_1$ -Pflanzen zusammengefaßt):

	purpurn	weiß	orange	Summe
gefunden . . . . .	626	213	2 <sup>1)</sup>	841
gerechnet . . . . .	630,75	210,75	0	

Somit haben wir eine monohybride Spaltung und dies ist leicht verständlich, da nur purpurn = **CCRRBB**, weiß-II = **CCRRBB**,  $F_1$  = **CcRRBb**. Die  $F_3$ -Kultur bestätigte das oben Gesagte.

b) Jede der Kreuzungen orange  $\times$  weiß-II oder weiß-II  $\times$  orange ergibt  $F_1$ -Nachkommen, die ein ganz anderes Aussehen zeigen als die beiden Eltern, nämlich die purpurfarbene. Wenn wir weiß-II **CCRRBB** und orange **CCrrbb** heißen, ist es leicht verständlich, daß die  $F_1$ -Pflanzen (= **CcRrBb**) purpurn sind, da die drei Faktoren C, R und B darin vereinigt sind. In  $F_2$  haben wir:

	purpurn	orange	weiß	rot	Summe
weiß-II $\times$ orange . . . . .	116	33	51	1 <sup>2)</sup>	201
orange $\times$ weiß-II . . . . .	96	50	43	0	189
gefunden (Summe) . . . . .	212	83	94	1	390
gerechnet { nach 9:3:4 Schema) . .	219,37	73,12	97,50	0	
{ nach 2:1:1 Schema) . .	195,00	97,50	97,50	0	

Ob hier die Spaltung zu einer oder anderen Art gehört, wurde durch die  $F_3$ -Kultur entschieden. In  $F_3$  haben wir nämlich gefunden, daß unter 19 orangen  $F_2$ -Pflanzen 7 sich als homo- und 9 als heterozygotisch erweisen<sup>3)</sup>. Bei den letzteren, die durch **Ccrrbb** zu bezeichnen sind, beträgt die Zahl der ausgespaltenen Nachkommen im ganzen 190 orange:73:weiß, theoretisch 197,25:65,75. Es ist somit ganz klar, daß wir bei der Kreuzung orange  $\times$  weiß-II oder ihrem Reziproken mit der 9:3:4-Spaltung zu tun haben: daß bei der letzteren Art der Aufspaltung die orangen  $F_2$ -Pflanzen teils homo-, teils heterozygotisch, während bei der 2:1:1-Aufspaltung alle homozygotisch sein sollen, brauche ich nicht besonders hervorzuheben.

<sup>1)</sup> Über die Entstehung von diesen zwei orangen sind wir noch im unklaren, weshalb wir hier davon vorläufig absehen müssen.

<sup>2)</sup> Wir werden hier von diesem rot absehen, wofür man das früher zitierte Heft von „Journ. Coll. Agric., Imp. Univ. Tōkyō“ vergleichen will.

<sup>3)</sup> Betreffs der 3 anderen orangen vergleiche das oben zitierten „Journ. Agric. Coll.“

Kurz

$$P = \text{CCrrbb} \times \text{ccRRBB}$$

(orange)      (weiß-II)

$$F_1 = \text{CcRrBb}$$

(purpurn)';

da **R** und **B** absolut verkoppelt sind, haben wir in  $F_2$  die Zahlenverhältnisse der Phänotypen zu 9:3:4. Somit steht die Deutung von weiß-II als **ccRRBB** mit den experimentellen Daten völlig im Einklang<sup>1)</sup>.

c) Bei weiß-III sind die Kronenblätter rein weiß, so daß diese Sippe von den anderen äußerlich überhaupt nicht zu unterscheiden ist. Ihre genotypische Beschaffenheit ist mir noch nicht ganz klar, wenn auch die Tatsache, daß sie genotypisch von den anderen weißen Sippen verschieden ist, kaum zweifelhaft ist. Vergleichen wir z. B. die Resultate der Kreuzungen zwischen weiß I, II und III an einer Seite und orange an der anderen:

P	F <sub>1</sub>	F <sub>2</sub>
1. Orange × weiß-I	orange	3 orange : 1 weiß (Ia).
2. Orange × weiß-II	purpurn	9 purpurn : 3 orange : 4 weiß (IIIb).
3. Orange × weiß-III	orange	9 orange : 3 pseudoweiß : 4 weiß <sup>2)</sup> .

Nun einiges über die sog. „pseudoweissen“ Pflanzen, die erst in meiner Kultur entstanden zu sein scheinen. Bei diesen sind Stengel und Blätter rötlich, wie bei den Sippen mit farbigen Blüten. Die Kronblätter sind aber weiß, abgesehen von den purpurnen Herzflecken, die im allgemeinen am Grunde von jedem derselben vorhanden sind. Wenn man sie aber näher betrachtet, kann man wahrnehmen, daß sie äußerst leicht purpurn gefärbt sind, besonders am Rande; diese Farbe wird im späteren Sommer etwas intensiver. Staubfäden und Griffel sind purpurn. Diese Sippe erinnert in etwas an den sog. „partiellen Albino“ von Fräulein Wheldale<sup>3)</sup> und ähnelt teils den weißen, teils den farbigen Sippen, daher der von mir dafür vorgeschlagene Name „pseudoweiß“.

Die weiße Sippe III unterscheidet sich somit von den anderen weißen durch ihre Fähigkeit, mittels der Kreuzung mit orange eine Anzahl von pseudoweiß in  $F_2$  entstehen zu lassen. Die Versuche, ihre genetische Struktur aufzuklären, sind im Gange.

<sup>1)</sup> Fräulein Yasui hat die Kreuzung zwischen weiß und schwach gelb gemacht und ähnliche Resultate bekommen (Bot. Mag. Tôkyô Vol. 34, 1920, p. 59—63).

<sup>2)</sup> Z. B. 39 orange:15 pseudoweiß:22 weiß = 76 im ganzen, theoretisch 42,75:14,25:19,00 auf 9:3:4-Grundlage.

<sup>3)</sup> The Anthocyanin Pigments of Plants. Cambridge 1916, p. 153.

#### IV. Mutation.

Bei den *Portulaca*-Untersuchungen ist es meine sehr oft gemachte Erfahrung, daß eine kleine Anzahl von theoretisch unerwarteten Individuen unter den Nachkommen vorkommen, so z. B. einige purpurne Pflanzen unter den Nachkommen der aus geselbsteten weißen. Freilich wäre es nicht ganz ausgeschlossen, daß in einigen Fällen solche unerwartete Individuen in einer Pflanzengruppe die fehlerhaft aus den anderen herrührenden Eindringlinge seien, doch ist es kaum zweifelhaft, daß wenigstens in vielen Fällen wir es bei der Entstehung von unerwarteten Pflanzen mit einem ganz normalen Vorgang zu tun haben, und zwar in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle mit der sog. „Reversion“ oder „Rückmutation“. Sie bedeutet die Rückkehr einer Pflanzengestalt zu der ursprünglichen, woraus sie erst durch Mutationen usw. entstanden sein dürfte. Da bei *Portulaca* die purpurne Sippe die ursprüngliche wilde Form darstellen mag und alle andersfarbigen (inkl. weiß) daraus schrittweise hervorgegangen sein mögen, so ist die Entstehung von orange aus weiß, rot aus orange usw. als der Vorgang der Rückmutation zu deuten<sup>1)</sup>.

Da meine Studien betreffs solcher Erscheinungen noch in ihrem Anfang sind, kann ich unten nur einige typische Beispiele davon erwähnen. Vor allem muß ich hier zuerst die Tatsache hervorheben, daß unsere Versuche stark an den Umständen leiden, daß die Keimungsfähigkeit der Samen oft äußerst niedrig ist und daß deshalb die Deutung der erhaltenen Resultate nicht selten ziemlich unsicher, ja bisweilen ganz unmöglich ist.

a) Weiß-I, der **ccrrbb** heißt, erzeugt normalerweise die Gameten **crb**. Wenn zu irgend einer Zeit bei der Gametenbildung (z. B. im Synapsisstadium der Reduktionsteilung) die Rückmutation von **c** nach **C** eintritt, so müssen einige Gameten von der Zusammensetzung **Crb** entstehen. Da ganz natürlich die Zahl der mutierten Gameten (= **Crb**) weit kleiner sein muß, als dieselbe der nicht mutierten (= **crb**), so ist die Wahrscheinlichkeit sehr klein, daß die mutierten ♂- und ♀-Ga-

<sup>1)</sup> Die Rückmutation in solchem Sinne wurde bisher studiert bei *Antirrhinum majus* (de Vries, Die Mutationstheorie Bd. I, p. 494), *Mirabilis Jalapa* (Correns, Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Bd. 28, 1910, p. 418—434), *Zea Mays* (Emerson, Amer. Naturalist Vol. 51, 1914, p. 87—115; Genetics Vol. 2, 1917, p. 1—35); *Oryza sativa* (Terao, Amer. Naturalist Vol. 51, 1917, p. 690—698), *Plantago major variegata* und *contracta* (Ikeno, Genetics Vol. 2, 1917, p. 413; Revue gén. de Bot. Tome 32, 1920, p. 46—56).

meten gerade zur Kopulation kommen. Demnach werden gewöhnlich die Befruchtungen  $\text{Crb} \times \text{crb}$  und  $\text{crb} \times \text{Crb}$  zustande kommen, wenn auch die Befruchtung  $\text{Crb} \times \text{Crb}$  nicht ganz ausgeschlossen ist. In beiden Fällen ist die resultierende Pflanze orange, im ersten Falle hetero- und im zweiten homozygotisch. Z. B. in  $F_2$  der Kreuzung weiß-I  $\times$  orange habe ich eine Anzahl von weißen Nachkommen bekommen. Die an einem der letzteren durch Selbstbefruchtung geernteten Samen haben sich im nächsten Jahre zu zahlreichen weißen und einer orange Pflanze entwickelt. Die Bildung dieses orange aus weiß ist zweifellos als ein Beispiel der oben geschilderten Rückmutation zu deuten, welche in der vorigen Generation stattgefunden hat. Diese orange Pflanze hat sich in der nächsten Generation in 3 orange : 3 weiß aufgespalten und somit sich als heterozygotisch erwiesen. Demnach ist es ganz klar, daß sie aus der Befruchtung  $\text{Crb} \times \text{crb}$  oder ihrem Reziproken entstanden ist. Etwas andere Resultate habe ich bei einer Kreuzung rot  $\times$  weiß-I bekommen. In  $F_3$  hat dabei eine weiße Pflanze (=  $\text{ccrrbb}$ ) außer 5 weiß 1 orange gegeben, das in der nächsten Generation 21 orange Nachkommen erzeugt hat; 3 der letzteren wurden geselbstet und haben im nächsten Jahre wieder ausschließlich orange produziert. Die Annahme, daß in diesem Falle die Befruchtung zwischen den mutierten ♂ und ♀-Gameten von der Zusammensetzung  $\text{Crb}$  stattgefunden haben soll, ist höchst wahrscheinlich.

b) Unter den Nachkommen eines aus der Kreuzung weiß-I  $\times$  orange entstandenen orange habe ich außer 52 orange 1 rot aufgefunden. Die aus dem letzteren durch Selbstbefruchtung entstandenen Samen haben sich im nächsten Jahre zu 25 rot entwickelt; einige von den letzteren werden geselbstet und daraus habe ich ausschließlich rote Nachkommen bekommen (50 im ganzen). Die erste Entstehung von 1 rot aus orange ist zweifellos der Rückmutation von  $\text{r}$  nach  $\text{R}$  zu verdanken, so daß eine Anzahl von  $\text{CRb}$ -Gameten außer den  $\text{Crb}$ -Gameten gebildet werden. Und da die roten Nachkommen sich in den zwei nächsten Generationen als homozygotisch erwiesen, so ist es nicht unwahrscheinlich, daß hier die Befruchtung zwischen den mutierten ♂- und ♀-Gameten, d. h.  $\text{Crb} \times \text{CRb}$ , erfolgt ist.

c) Aus einer Blüte bei einem aus der Kreuzung rot  $\times$  weiß herrührenden orange sind eine Anzahl von Samen geerntet, von denen nur 3 zur Keimung gekommen sind, und daraus habe ich 2 orange und 1 purpur bekommen. Die aus dem letzteren durch Selbstbefruchtung hervorgegangenen Nachkommen waren ausschließlich purpurn (26 im ganzen). Für das Entstehen von purpur aus orange müssen einige

**CRB**-Gameten statt **Crb**-Gameten gebildet werden. Ob diese Vorgänge der Rückmutation von **c** und **b** nach **C** resp. **B** auf einmal in einer Generation oder schrittweise im Laufe einiger Generationen erfolgt sind, muß dahingestellt bleiben.

d) Die Produktion von purpurn aus weiß wurde auch beobachtet. Z. B. habe ich 1920 unter den aus weiß-II (**ccRRBB**) durch Selbstbefruchtung gewonnenen Nachkommen eine kleine Anzahl von purpurnen aufgefunden. Ich habe die Blüten von wenigen solchen purpurnen Pflanzen geselbstet und im nächsten Jahre die Aufspaltung in 314 purpurn:93 weiß, theoretisch 305,25:101,75 nachgewiesen. Aus dem obigen ist die ganze Erscheinung leicht zu deuten: weiß-II (= **ccRRBB**) hat wegen der Rückmutation von 1 **c** nach 1 **C** und der nachfolgenden Befruchtung **CRB**  $\times$  **crB** oder ihres Reziproken die Zygoten **CcRRBB** produziert, die in der nächsten Generation eine monohybride Spaltung (= 1 **CCRRBB**  $\times$  2 **CcRRBB** + 1 **ccRRBB**) erfahren haben.

In den anderen Fällen dürfte die gleiche Erscheinung etwas anders zu deuten sein. Unter der Nachkommenschaft einer aus der Kreuzung weiß-I  $\times$  orange hervorgegangenen weißen Pflanze nämlich trat eine purpurne Pflanze auf, die im nächsten Jahre ausschließlich purpurne Nachkommen produziert hat. Hier könnten wir die Bildung von **CRB**-Gameten statt **crb**-Gameten voraussetzen. Ob die Rückmutationen von **c**, **r** und **b** nach **C**, **R** und **B** auf einmal oder allmählich erfolgt ist, bleibt noch zu untersuchen, wie bei dem oben geschilderten Fall der Produktion von purpurn aus orange.

Das Entstehen von purpurn aus weiß wurde auch an einem Fall der Knospenmutation nachgewiesen. An einer weißblühenden  $F_2$ -Pflanze aus rot  $\times$  weiß-I ist ein rötlicher Zweig entstanden, der eine purpurne Blüte produziert hat<sup>1)</sup>. Von den aus dieser letzteren durch Selbstbefruchtung herrührenden Samen sind nur 3 zur Keimung gekommen: 2 purpurn und 1 weiß sind daraus entwickelt, wobei wir sehen, daß die in Rede stehende purpurne Blüte bezüglich des Faktors **C** sich heterozygotisch verhält.

Kurz: Die Rückmutation von einem oder mehreren Faktoren **C**, **R**, **B** tritt bisweilen ein, höchst wahrscheinlich gewöhnlich bei der Gametenbildung, wenn auch nicht ausschließlich; eine kleine Anzahl von un-

<sup>1)</sup> Daß bei den weißblühenden Pflanzen Stengel und Blätter rein grün sind, wurde früher erwähnt. Bei den Knospenmutationen ist der Zweig, der farbige Blüten produziert, stets rötlich gefärbt, so daß wir hier ein aus grünen und rötlichen Zweigen zusammengesetztes Mosaik vor uns haben.

erwarteten Individuen werden dadurch gebildet. Die gleichartige Erscheinung wurde auch bei Knospenmutationen beobachtet.

Es scheint mir, daß in wenigen Fällen die Entstehung von unerwarteten Nachkommen Vorgängen zuzuschreiben ist, die keine Rückmutationen sind. Ich will hier darauf nicht eingehen; für diejenigen, die dafür interessiert sind, sei auf das oben erwähnte „Journ. Coll. Agric.“ verwiesen<sup>1)</sup>.

<sup>1)</sup> Die vorliegende Arbeit wurde mit Unterstützung des kaiserlichen Unterrichtsministeriums und der „Keimeikwai“-Stiftung für die Förderung und Unterstützung der wissenschaftlichen Untersuchungen ausgeführt.

## Deutsche Gesellschaft für Vererbungswissenschaft.

Die zweite Jahresversammlung der Gesellschaft findet vom 25. bis 27. September in Wien statt (Hauptgebäude der Universität). Für die drei Vormittage sind folgende Referate mit anschließender Aussprache in Aussicht genommen:

R. Goldschmidt, Berlin-Dahlem: Das Mutationsproblem.

H. Spemann, Freiburg i. B.: Die Erbmasse und ihre Aktivierung.

E. Rüdin, München: Die Vererbung geistiger Störungen.

Am Montag den 25. September findet um 7 Uhr abends im Festsaal der Universität eine allgemein zugängliche Festsitzung statt mit einem Vortrag von

E. Baur, Berlin: Aufgaben und Ziele der Vererbungswissenschaft in Theorie und Praxis.

Außerdem in den Vor- und Nachmittagssitzungen Vorträge und Demonstrationen. Eine Reihe von Vortragsanmeldungen liegt bereits vor. Um möglichst baldige Anmeldung weiterer Vorträge (unter Angabe der voraussichtlichen Zeitdauer und ob Projektionsapparat, Mikroskope, Immersionen usw. benötigt werden) an den Schriftführer, Dr. H. Nachtsheim, Berlin N 4, Invalidenstraße 42, wird gebeten.

Der Tagung unmittelbar vorausgehen wird die internationale Feier des 100. Geburtstages Gregor Mendels in Brünn (22. bis 24. September).

Ein ausführliches Programm wird den Mitgliedern Ende Juli zugehen.

## Referate.

**Weil, A. Die innere Sekretion. Eine Einführung für Studierende und Ärzte.** Verlag J. Springer, 1921, 140 SS.; 35 Textfigg.

Verf. gibt eine höchst willkommene, kurzgefaßte Einführung in die Lehre von der inneren Sekretion. Die Darstellung ist knapp und klar, menschlich physiologische und medizinische Kenntnisse werden vorausgesetzt. Die bisher meist übliche Anordnung des Stoffes, die jeweils von der einzelnen inkretorischen Drüse ausging, verwirft der Verf., da hierbei der Überblick über den Lebensablauf als Ganzes verloren geht. Ja, es ist auch nicht möglich, gesetzmäßige Zusammenhänge zwischen je zwei oder mehr Blutdrüsen aufzustellen, die nun in allen Fällen gültig sein sollen. Vielmehr läßt sich der Zusammenhang jedesmal nur für eine ganz bestimmte Funktion des Organismus darstellen. Drüsen, die hinsichtlich einer Körperfunktion als Antagonisten auftreten, verstärken gegenseitig ihren gleichsinnigen Einfluß auf eine andere Funktion usw. So ist die einzig durchführbare Stoffanordnung die, von den einzelnen Körperfunktionen auszugehen, und deren Regelung durch das Zusammen- und Gegeneinanderwirken der einzelnen Blutdrüsen zu beschreiben. Es wäre gänzlich verfehlt, angesichts der großen Fortschritte der modernen Forschung auf innersekretorischem Gebiete die Aufgaben des Zentralnervensystems bei der Erzielung eines geordneten Zusammenarbeitens der Organe zu unterschätzen und etwa nur die innere Sekretion für die Erzielung des „consensus partium“ verantwortlich zu machen. Vielmehr bestehen auch hier verwickelte Wechselbeziehungen; das Nervensystem beherrscht, wie alle anderen Organe des Körpers, so auch die Blutdrüsen; umgekehrt aber beeinflussen erstens die Inkrete die nervösen Endorgane oder die Nervenzentren, führen also mittelbar im Erfolgsorgan die nervös ausgelöste Reizbeantwortung herbei, zweitens wirken Inkrete auch direkt auf Körperzellen (Erfolgsorgane) und regen diese zu gleicher Tätigkeit an, wie es auch durch nervöse Reize geschehen könnte. „Die innere Sekretion ist nicht die alles überragende Beherrscherin, sondern ein dem Gehirn und dem autonomen Nervensystem gleichwertiger Regler des Lebensablaufes.“

Diese allgemeinen Ausführungen, sowie die Einführung der Grundbegriffe findet man in den Anfangs- und Schlußkapiteln (1, 13, 14). Dazwischen sind, nach einer knappen Darstellung der Histologie und Entwicklungsgeschichte der einzelnen Blutdrüsen (2), die Körperfunktionen in ihrer inkretorischen Bedingtheit abgehandelt (3—10), nämlich Physiologie des Blutes, Kreislauf, Atmung und Stimmbildung, Stoffwechsel, Wachstum und Körperform, Fortpflanzung, Geschlechtstrieb, Psyche. Es folgt eine sehr kurze Übersicht über die Chemie der Inkrete und die Methoden zu ihrem Nachweise (11, 12).



„Drüsen von bestimmtem histologischen Aufbau geben spezifische Verbindungen, welche eine für jedes Organ eigentümliche Struktur haben, an das Blut oder die Lymphe ab; diese Inkrete beeinflussen die Funktionen anderer Körperzellen in kleinsten Mengen, ohne daß sie selbst als Material für den Zellaufbau dienen“. — Das myeloische System wird durch die Schilddrüse, das lymphatische durch die Nebenniere angeregt; die Keimdrüsen hemmen die Blutzellbildung. Auch die Gerinnungsfähigkeit des Blutes ist inkretorisch (Ca, Epithelkörperchen) beeinflussbar. Der Kreislauf wird einerseits durch Nebenniere und Schilddrüse mittels Erhöhung der Erregbarkeit der Nervenendigungen, andererseits durch die unmittelbar auf Herz- und Gefäßmuskulatur wirkende Hypophyse beeinflusst. Das Adrenalin des Nebennierenmarkes beschleunigt nämlich den Herzschlag durch Reizung der Sympathicusendigungen am Herzen (n. accelerans) und wirkt gleichzeitig gefäßverengernd durch Reizung der Endigungen der wiederum sympathischen Vasoconstrictoren. Umgekehrt regt das Jodthyreoglobulin der Schilddrüse die Vasodilatatorendigungen an (n. vagi). Hypophysenextrakte (Mittellappen, Pituitrin) dagegen verringern die Schlagzahl des Herzens bei Verstärkung der Einzelkontraktion, jedoch nicht durch Reizung des herzverlangsamenden vagi, nach deren Durchschneidung die Wirkung erhalten bleibt, sondern indem die Herzmuskulatur direkt anspricht. Auch in anderen Organen scheint das Adrenalin auf den Sympathicus, die Schilddrüse auf den vagus zu wirken: so erweitert Adrenalin die Lungenbronchien und läßt die Oesophagusmuskulatur erschlaffen, Vorgänge, die am Lebenden durch Sympathicusreizung in gleicher Weise auslösbar sind. Umgekehrt wirkt Schilddrüsenextrakt verengernd auf die Bronchien, wie die Vagusdurchschneidung am Lebenden lehrt. — Besonders ausführlich ist das Stoffwechselkapitel ausgefallen, wo unter anderem die Hypothese ausführlich besprochen wird, die Vitamine seien Vorstufen bestimmter Inkrete, so daß die entsprechenden Blutdrüsen dann als vitamin-speichernde Organe aufzufassen wären. — Schon Brown-Séquard zeigte durch Versuche an sich selbst die große Abhängigkeit der Muskelarbeitsgröße von der Intensität der Keimdrüsentätigkeit, und neuere Versuche bestätigen das Ergebnis durchaus. — Epithelkörperchen und Schilddrüse befördern die Verknöcherungsvorgänge; Thymus und Hypophyse begünstigen das Längenwachstum der Röhrenknochen, während die Tätigkeit der Keimdrüse das Längenwachstum hemmt (Verknöcherung der Epiphysenfuge), indem sie die Rückbildung der Thymus, der „Wachstumsdrüse der Kindheit“ bewirkt. Breiter Raum ist der Darstellung der sekundären Geschlechtsmerkmale bei Säugern und ihrer Abhängigkeit von den Inkreten gewidmet, wobei neben Steinachs Befunden diejenigen Leo Adlers eine große Rolle spielen. Die interstitielle Drüse (Steinachs Pubertätsdrüse), nicht die Keimzellen selbst, werden, gegen Harms, Stieve u. a., für die eigentlichen Inkretbildner gehalten. Die Behandlung der Frage nach den geschlechtsbestimmenden Ursachen ist zweifellos zu einseitig auf die Verhältnisse bei den Wirbeltieren gegründet und weist im einzelnen Unklarheiten auf. — Hinsichtlich der inkretorischen Beeinflussung der Menses sind die Meinungen noch geteilt: hingegen stehen die Äußerungen des Geschlechtstriebes unter dem deutlichen Einflusse der Keimdrüse, genauer deren interstitieller Drüse, indem Steinach und die ihm nachfolgenden Mediziner fast ausschließlich das Wort haben. Auch der Einfluß äußerer Faktoren, so der des Klimas, auf die Intensität der Inkreterzeugung ist eingehend gewürdigt. Die Homosexualität beruht (vergl. nochmals Steinach) auf dem Vorhandensein einer gemischt männlich-weiblichen Pubertätsdrüse, die weiblich-erotisierenden Zellen im Hoden des Homosexu-

ellen heißen F-Zellen und sind abgebildet, über die Häufigkeit des Vorkommens entsprechender Zellen im weiblichen Geschlechte fehlen Angaben. Das Kapitel Psyche und innere Sekretion ist heute noch verhältnismäßig tatsachenarm: zweifellos läßt seine weitere sachgemäße Bearbeitung theoretisch und praktisch bedeutsame Ergebnisse erhoffen.

Koehler-München.

**W. E. De Mol. Über das Vorkommen von heteroploiden Varietäten von *Hyacinthus orientalis* in den holländischen Kulturen. Genetica Teil III 1921, S. 97—192 (Holländ.)**

Das Vorkommen von Hyacinthensippen, deren Entstehen auf Knospenvariationen zurückzuführen ist, sowie die Beobachtung, daß bei den in Holland üblichen Methoden der Vermehrung von Hyacinthenzwiebeln häufig Tochterzwiebeln entstehen, die die Größe der Mutterzwiebeln niemals erreichen, veranlaßten den Verfasser zu der Untersuchung, ob das Entstehen der durch ihre Größe oder andere Merkmale verschiedenen Sippen auf Anomalien in Zahl und Form ihrer Chromosomen beruht. De Mol fand, daß zwischen Mutter- und Tochterzwiebeln, bzw. zwischen Stammsorten und den aus ihnen vegetativ entstandenen neuen Sippen, Unterschiede in der Zahl, Form und Größe der Chromosomen nicht vorhanden waren (von den in jeder Pflanze zu beobachtenden zufälligen Schwankungen abgesehen). Die zwischen verschiedenen Kultursippen tatsächlich vorhandenen Unterschiede in der Chromosomenzahl dürften daher bei der Vermehrung der Hyacinthen auf geschlechtlichem Wege entstanden sein. Als normale diploide Anzahl ist nach dem Verfasser die Zahl 16 anzusehen, welche namentlich bei den älteren holländischen (z. B. die Hyacinthen „Homerus“, „Baron von Tuyl“, „Veronica“, „Robert Steiger“ u. a. m.) sowie bei den französischen und italienischen Sorten angetroffen wird. Sorten mit 24 Chromosomen („Grand Maitre“, „De Wet“ usw.) hält der Verfasser für triploid. Auch heteroploide Sippen mit Chromosomenzahlen zwischen 19 und 30 fand der Verfasser eine ganze Anzahl. Durch Kreuzung einer heteroploiden mit einer normal diploiden Sippe können Bastarde mit neuen Chromosomenzahlen entstehen. So hatte die Kreuzung einer Sippe mit 27 Chromosomen mit einer normal diploiden Sippe einen Bastard mit 22 Chromosomen in den vegetativen Zellen gegeben. Die Chromosomen sind untereinander nicht gleich, sondern es sind deutlich kurze, mittlere und lange zu unterscheiden. Die diploiden Varietäten besitzen 4 kurze, 4 mittlere und 8 lange Chromosomen, die sich auch durch ihre Gestalt unterscheiden. Die langen Chromosomen besitzen die Gestalt eines U mit etwas auseinander gespreitzten Schenkeln. Die mittelgroßen Chromosomen scheinen aus dem einen Schenkel und dem Bogen des U und die kleinen aus dem fehlenden Schenkel zu bestehen. Bei den heteroploiden Sippen kann die Zahl der kurzen oder der mittleren oder langen allein oder gleichzeitig zugenommen haben. Die als triploid angesehenen Sorten besitzen 6 kurze, 6 mittlere und 12 lange Chromosomen. Als besonders bemerkenswert hebt der Verfasser hervor, daß auch bei den triploiden Hyacinthen die Chromosomen zu Paaren zusammenliegen, während nach den Beobachtungen von Strasburger in den triploiden Endospermkernen außer den zu Paaren gruppierten Chromosomen noch isoliert liegende dritte nachzuweisen sind. Die Vereinigung zu Paaren in diploiden Kernen hatte seinerzeit Strasburger als Beweis für die Affinität der entsprechenden väterlichen und mütterlichen Chromosomen angesehen. Will man auch bei den triploiden Hyacinthen an der Hypothese der Affinität der väterlichen und

mütterlichen Chromosomen festhalten, so ließe sich die paarweise Lage der Chromosomen im triploiden Kern durch folgende Annahme erklären. Es wäre möglich, daß die bisher als diploid angesehenen Sippen mit 16 Chromosomen tatsächlich bereits tetraploid wären und daß der ursprüngliche haploide Hyacinthenkern aus vier Chromosomen, einem kurzen, einem mittleren und zwei langen bestanden hätte. Durch Vereinigung zweier diploider Gameten könnten die Rassen mit 16 Chromosomen entstanden sein. Die Sippen mit 24 Chromosomen hätten die haploide Chromosomengarnitur sechsmal, jeder Chromosom des scheinbar triploiden, tatsächlich hexaploiden Kerns hätte also seinen Paarling, womit das vom Verhalten der triploiden Endospermkerne abweichende Verhalten der nur scheinbar triploiden Hyacinthen erklärt wäre. Daß Hyacinthensippen mit 8 Chromosomen nicht bekannt sind, dürfte nach dem Verfasser nicht gegen die obige Hypothese geltend gemacht werden können, da derartige Sippen nach dem Entstehen von Rassen mit 16 Chromosomen von der Kultur wohl ebenso vernachlässigt worden sein dürften, wie es die Sippen mit 16 Chromosomen heute werden, die dadurch ebenfalls in die Gefahr geraten, auszusterben. — In der der Hyacinthe verwandten *Bellevallia* und bei *Hyacinthus romanus* fand der Verfasser Pflanzen, die noch 8 Chromosomen besitzen. Diese 8 Chromosomen könnten übrigens auf sechs zurückgeführt werden, da je ein kleines und mittleres Chromosom sich nach Gestalt und Größe zu einem großen ergänzen. Wir hätten also hier ein Beispiel für den Übergang einer Dreierreihe (3, 6, 12 usw.) in die Zweierreihe (2, 4, 8, 16 usw.) vor uns.

H. Kappert-Sorau.

1. **Fruwirth und Roemer. Einführung in die landwirtschaftliche Pflanzenzüchtung.** Mit 27 Textabbildungen und 4 Tafeln; 150 Seiten. Verlag Paul Parey, Berlin 1921.
2. **Erwin Baur. Die wissenschaftlichen Grundlagen der Pflanzenzüchtung.** Ein Lehrbuch für Landwirte, Gärtner und Forstleute. Mit 6 Tafeln und 11 Textabbildungen; 111 Seiten. Verlag Gebrüder Borntraeger, Berlin 1921.

In der pflanzenzüchterischen Literatur dominiert das große 5-bändige „Handbuch der landwirtschaftlichen Pflanzenzüchtung“ Fruwirths, das als Nachschlagewerk unentbehrlich, allerdings mit einer Menge Ballast beladen ist, der insbesondere dem Praktiker, aber auch dem Studierenden die Durchsicht oft erheblich erschwert. Abgesehen von dem sehr geläufig geschriebenen, in mancher Hinsicht allerdings veralteten Buche H. Langs „Theorie und Praxis der Pflanzenzüchtung“, Stuttgart 1910, besaßen wir bisher keine kürzere, leicht verständliche Darstellung. Bei dieser Sachlage ist es freudigst zu begrüßen, daß — annähernd zur selben Zeit — 2 Bücher erschienen sind, welche die vorhandene Lücke auszufüllen vorzüglich geeignet sind.

Fruwirth und Roemer erörtern in 22 Vorlesungen das ganze Gebiet der allgemeinen Züchtungslehre. Die Stoffanordnung ist ähnlich der des 1. Bandes des erwähnten Fruwirthschen Handbuches. In den ersten zehn Vorlesungen befaßt sich Fruwirth mit den theoretischen Grundlagen der Pflanzenzüchtung, insbesondere mit der Vererbungs- und Variabilitätslehre, die er ziemlich eingehend und übersichtlich, wenn auch für den Anfänger nicht immer ganz leicht faßlich schildert. Etliche, teils farbige Abbildungen und schematische Darstellungen erleichtern die Durchsicht und das Verständnis in ausgezeichnete Weise. Besonders anschaulich werden Inzucht und Heterosis

geschildert. Im folgenden Abschnitt werden, abwechselnd von Fruwirth und von Roemer vorwiegend praktische Fragen besprochen, insbesondere die Durchführung der verschiedenen Auslese- und Züchtungsarten. Das Schlußkapitel behandelt die vergleichende Prüfung und rechnerische Verarbeitung der Zuchtergebnisse. Die die Förderungsmaßnahmen der Pflanzenzüchtung, die Hilfsmittel und die Einrichtungen des Zuchtbetriebes (Anlage von Zuchtgärten usw.) beschreibenden Abschnitte der Züchtungslehre werden — wohl im Interesse der Raumbeschränkung — in gedrängter Form behandelt.

Der Anfänger findet in dem Fruwirth-Roemerschen Buche alles das, was man angesichts des sehr umfangreichen Stoffes von einer „Einführung“ voraussetzen kann. Wenn wir darin etwas vermissen, so sind es vielleicht Abbildungen der gebräuchlichsten Instrumente und Geräte des praktischen Pflanzenzüchters (Meßgabel, Pflanzenwaage usw.). Im übrigen stellt das Werk alles in allem eine vorzüglich gelungene Einführung in die landwirtschaftliche Pflanzenzüchtung und einen Leitfaden dar, dem weiteste Verbreitung zu wünschen ist und der ganz besonders dem studierenden Landwirt außerordentlich willkommen und nutzbringend sein wird.

Erwin Baur's Grundlagen der Pflanzenzüchtung sind in jeder Hinsicht mustergültig, ganz besonders aber in didaktischer. Es gibt kein zweites Werk, das trotz der knappen Form unter Fortlassung allen Ballasts den Leser in so ansprechender und dabei verhältnismäßig erschöpfender Weise in das Gebiet der Pflanzenzüchtung einführt.

Abschnitt I und II behandeln Variabilität, Vererbung und Fortpflanzung in ungewöhnlich leicht verständlicher Form. Zur Erläuterung der Erblichkeitsverhältnisse dienen gut gelungene, farbige Tafeln (die bekannten Antirrhinumspaltungen) und einfarbige Abbildungen (Nilsson-Ehles Haferispenpaltungen). Im dritten Hauptabschnitt wird die „allgemeine Züchtungslehre“ geschildert, die der Verfasser seinen Lesern durch zahlreiche Schulbeispiele mundgerecht macht. Als Beispiel für die vegetative Vermehrung dienen Kartoffel, Pflaume und Weinrebe, für Fortpflanzung auf dem Wege der Selbstbefruchtung die Gerste, für Fortpflanzung durch Fremdbefruchtung Kohlrübe, Löwenmaul, Mais, Roggen, Zuckerrübe, Rotkohl, Kiefer, Knautgras und Hanf. Besonders anschaulich schildert Baur die Wirkung der Inzucht und namentlich das amerikanische Verfahren der Maiszüchtung mittels Inzucht und darauf folgender Kreuzung mit Hilfe einer nicht verwandten Maissorte zum Zwecke der Aufhebung der Inzuchtdegeneration und der Verhinderung einer weiteren Fortpflanzung der Sorte, eine Handhabung, die übrigens bereits in Deutschland beim Tabak (H. Lang) und beim Roggen (Th. Roemer) in Angriff genommen wurde und die auch für die Rübe und andere Fremdbefruchter von praktischer Bedeutung sein dürfte.

Baur's Grundlagen gehören zu den wenigen Büchern, die man nicht aus der Hand legt, ohne sie zu Ende gelesen zu haben. Sie sind eine Fundgrube für den praktischen Pflanzenzüchter und bieten selbst demjenigen eine anregende und lehrreiche Lektüre, der Fruwirth's Handbuch der Pflanzenzüchtung durchgearbeitet hat. Bis auf ein paar Flüchtigkeitsfehler (Haferähren statt Haferispen, großfrüchtige Bohnenlinie anstatt großsamige, männliche Maisähren statt Maisrispen) gibt es nichts auszusetzen. Allenfalls würde es zweckmäßig gewesen sein, wenn Verfasser mit Bezug auf die Bildung der Knautgrasklonen (S. 107) darauf aufmerksam gemacht haben würde, daß künstlich erzwungene Selbstbefruchtung (innerhalb eines Klons) leicht die Fruchtbildung beeinträchtigt.

Zade.

**Banta, Arthur M. Selection in Cladocera on the basis of a physiological character.** Carn. Inst. of Washington. 1921.

In jahrelangen Versuchen hat der Verf. sich bestrebt, bei Daphniden Selektion auf Grund eines physiologischen Merkmals, nämlich der Lichtreaktion, durchzuführen. Dieses Merkmal wurde um seiner leichten Meßbarkeit willen gewählt (gemessen wurde jedesmal die Zeit, in der die Tiere von einer bestimmten Stelle des Versuchsaquariums aus dessen belichtetes Ende erreichten); den großen Nachteil dieses Merkmals, daß es nämlich bei dem einzelnen Individuum keineswegs unveränderlich ist, berücksichtigt der Verf. kaum. Gelegentlich treten auch vereinzelt negativ reagierende Tiere auf: für diese nimmt Verf. den Einfluß äußerer, z. B. zufälliger mechanischer Reize als Ursache ihres ungewöhnlichen Verhaltens an und betont, daß sie bei einer zweiten Prüfung dieses meist nicht wiederholten. Angesichts dieser Tatsache scheint mir die Frage berechtigt, ob nicht auch bei den positiv schneller oder langsamer als der Durchschnitt reagierenden Tieren äußere Reize als Ursache angenommen werden müssen; m. E. hätte diese Vorfrage eine gründliche Prüfung vor Inangriffnahme der eigentlichen Versuche, die eine genetische Grundlage der schnelleren oder langsameren Reaktion voraussetzen, verdient. Verf. hat zwar in einigen Fällen die Reaktionsversuche mit einzelnen Bruten nachgeprüft und dabei insofern Übereinstimmung gefunden, als i. a. die schnellsten Tiere der ersten Prüfung auch bei der Nachprüfung sich „unter den schnellsten“ befanden; aber bei der sonstigen Ausführlichkeit der Arbeit mit ihren zahlreichen Tabellen scheint mir das Fehlen jeder zahlenmäßigen Angaben über diese Nachprüfungen sehr bedauerlich. Verf. glaubt, jedenfalls annehmen zu dürfen, daß weder äußere Reize noch der physiologische Zustand der Versuchstiere die Resultate wesentlich beeinflussen.

Die Versuche wurden so ausgeführt, daß jede Brut für sich geprüft wurde, von jeder Linie wurde eine  $+$ - und eine  $-$ -Zucht weitergeführt, von der jedesmal das schnellste resp. langsamste Tier zur Weiterzucht verwendet wurde. Es sollte so versucht werden, durch fortgesetzte Selektion von der gleichen Linie einen stärker und einen schwächer auf Licht reagierenden Stamm zu erhalten. Die zahlreichen Versuche mit *Daphnia pulex* und *D. longispina* führten nach dieser Hinsicht zu keinem Resultat; die Durchschnittszahlen der Generationen, wenn auch im einzelnen sehr schwankend, führten niemals zu konstanten Differenzen in der Geschwindigkeit der  $+$ - und  $-$ -Zuchten. Nur bei einer Linie von *Simocephalus exspinosus* scheint eine Wirkung der Selektion erreicht zu sein, da gegen Ende des Versuchs die mittleren Reaktionszeiten der  $+$ - und  $-$ -Zucht konstant unter resp. über dem Durchschnitt der übrigen *Simocephalus*-zuchten bleiben. (In Anbetracht der starken Schwankungen, die die Reaktionszeiten auch sonst zeigen, scheint mir dieser eine Fall nicht beweisend für eine Erblichkeit oder gar Selektionswirkung zu sein. Ref.)

O. Kuttner.

**Gerould, John H. Blue-green caterpillars: The origin and ecology of a mutation in hemolymph color in *Colias philodice*.** Journal exper. Zool., Bd. 34, 1921, S. 385—412, 1 Taf.

Bei Kreuzungsversuchen mit *Colias philodice*, die zu anderen Zwecken angestellt wurden, traten in drei Geschwisterzuchten neben den normalen, gelbgrün gefärbten Raupen auch blaugrüne auf, und zwar gleicherweise in beiden Geschlechtern im Verhältnis 1 blaugrün : 3 gelbgrün (43 : 122). Weiter-

hin gaben blaugrüne Zuchten ausschließlich blaugrüne Nachkommenschaften. Demnach liegt ein einfacher Mendelfall vor: blaugrün ist rezessiv, alle Eltern der 1:3-Familien waren DR, die großelterlichen Ehen waren  $DD \times DR$ , und einer der beiden wilden Urgroßeltern, von denen die ganze Nachkommenschaft sich ableitet, muß ebenfalls das rezessive Gen in der Einzahl besessen haben. Der Fall ist eine schöne Erläuterung der Bedeutung der Inzucht für das Auffinden rezessiver Gene, die lange Zeit unbemerkt im fälschlich für homozygotisch gehaltenen Wildstamme von Generation zu Generation weitergegeben werden können (vergl. die rezessiv vererbten menschlichen Krankheiten). Die Erblichkeit der rezessiven Mutation „blaugrün“ kann schon jetzt als gesichert gelten; der Fortgang der Versuche, über den spätere Veröffentlichungen genauer berichten sollen, bestätigt sie in vollem Maße. — Die abweichende Färbung beruht auf den Blutfarbstoffen. Aus den Kleeblättern, die die Raupen fressen, gehen bei der Wildform Xanthophyll und Chlorophyllin (letzteres nach Willstätter eine Mischung aus Chlorophyll a und b), etwa im gleichen Verhältnis wie im Blatt, aus der Nahrung in die Hämolymphe über und erleiden dabei höchstens solche Veränderungen, die keinen Wechsel der Farbe nach sich ziehen. Bei der rezessiven Mutation dagegen wird das gelbliche Xanthophyll unterdrückt, und nur das blaugrüne Chlorophyllin geht in die Hämolymphe über. Der so entstehende Färbungsunterschied läßt sich auf allen Entwicklungsstadien erkennen: Bei der Mutation ist das Eioplasma des ungefurchteten Eies schneeweiß statt gelblichweiß, die Raupe und die lebende Puppe bläulichgrün statt gelbgrün, zudem fehlt der mutierten Raupe der rötliche Seitenstreifen in Stigmenhöhe, der die Wildform auszeichnet; die Puppenhülle, nach Ausschlüpfen des Schmetterlings, ist weißlich statt gelb, und beim Schmetterling selbst schimmert die Blutfarbe durch die Cornea des Auges durch, so daß die Mutation bläulicher-grüne Augen hat, als die mehr gelblichgrünäugige Stammart. So kommt auf den verschiedensten Entwicklungsstadien ein und dasselbe Gen in immer neuer Weise zur Auswirkung. Entgegen der presence-absence-Theorie wird das rezessive Gen als ein vorhandenes Agens aufgefaßt, das, von den Chromosomen der Darmzellen aus, die Bildung eines Enzymes seitens der Darmzellen in die Wege leitet, welches das Übergehen des Xanthophylls in das Blut verhindert oder das Xanthophyll in eine farblose Modifikation überführt. Daß die Verbindung, die die Xanthophyllfarbe ausschaltet, nicht etwa in der Hämolymphe selbst zu suchen ist, lehren gewisse Schmetterlinge, deren Blut in beiden Geschlechtern mit aus der Nahrung herrührenden Farbstoffen verschieden gefärbt ist; hier behalten Blutproben von Männchen und Weibchen, miteinander gemischt, jede ihre eigentümliche Farbe bei. So beruht auch die gelbe Farbe der normalen Puppenhülle offenbar nicht etwa auf dem Vorhandensein eines chromosomalen Gelbfaktors, sondern einfach auf der Ablagerung von xanthophyll-ähnlichen Verbindungen seitens der blutdurchtränkten Hypodermiszellen in das Chitin. Folgende höchst bemerkenswerte Tatsache verleiht dieser Annahme fast Gewißheit: Die *Colias*-Raupen werden häufig von einer Braconide (*Apanteles flaviconchae*) befallen; wenn nun die Braconidenraupen in einer grasgrünen Raupe aufgewachsen sind, so spinnen sie nach dem Ausschlüpfen goldgelbe Cocons, wenn sie dagegen in blaugrünen Schmetterlingsraupen schmarotzten, so sind ihre Cocons weißlich und entbehren ebenso der Xanthophyllfarbe wie das Chitin des Wirtstieres, so daß jetzt auch für die Spinndrüse der Braconidenraupe die gleiche Überlegung gilt. — Die Flügelfarbe von Schmetterlingen aus blaugrünen und aus grasgrünen Raupen unterscheidet sich nicht. Bekanntlich ist ja das Schuppenpigment des *Colias*-

Flügels der Harnsäure ( $C_5H_4N_4O_3$ ) nahe verwandt (Hopkins), die chemisch mit dem Xanthophyll ( $C_{40}H_{56}O_2$ ) nichts zu tun hat. — Die Stämme mit blaugrünem Blute sind offenbar widerstandsfähiger gegen Krankheiten als die Stammart; trotzdem haben sie in der Natur geringere Aussichten aufzukommen und sich durchzusetzen, erstens, weil dort Inzucht zu selten und damit die Wahrscheinlichkeit von  $DR \times DR$ -Kreuzungen zu gering ist, zweitens, weil nachweislich die Vögel (englische Sperlinge) die blaugrünen Raupen und und Puppen besser sehen und daher viel gründlicher unter ihnen aufräumen als unter den gelbgrünen, die auch für das menschliche Auge ausgezeichnet dem Kleeblattgrün angepaßt sind. — Obwohl Verf. Lamarcks Lehre volle Beachtung zu schenken geneigt ist, gibt er doch zu, daß seine Befunde der Annahme somatischer Induktionen keine Stütze bieten und weist auf die Größe der Fehlerquellen hin, die in ähnlichen Fällen aus einer zu niedrigen Anzahl beobachteter Generationen erwachsen. In diesem Zusammenhange berichtet er kurz über eine Anzahl weiterer ebenfalls von ihm untersuchter Schmetterlingsarten (Saisondimorphismus bei *Leptalis spio* u. a.) Auch auf Udes (1919) Fall von gelbblütigen Seidenraupen, die aber weiße Seide spinnen, und ihre Kreuzungen mit doppeltrezessiven weißblütigen und weißspinnenden Rassen wendet er sein Erklärungsprinzip an. Koehler-München.

**Schmaltz, R. Das Geschlechtsleben der Haussäugetiere.** Dritte, neu bearbeitete Auflage. 529 Seiten, mit 67 Abbildungen. Berlin 1921, Verlag von R. Schoetz.

„Das Geschlechtsleben der Haussäugetiere“ von Schmaltz bildete bisher den einleitenden, anatomisch-biologischen Teil der von Harms herausgegebenen „Geburtshilfe bei Haustieren“. Bei der fünften Neuauflage der „Geburtshilfe“ hat Schmaltz den von ihm bearbeiteten Teil selbständig gemacht, und er erscheint nun in dritter Auflage — den beiden ersten Auflagen der „Geburtshilfe“ fehlte er noch — als eigenes Werk. Das ist nur zu begrüßen. Dem wertvollen Werk, das bisher in der Hauptsache unter den Veterinärmedizinern verbreitet war, wird damit ein viel weiterer Leserkreis eröffnet. Auch dem Genetiker, der mit Säugetieren experimentieren will, wird es gute Dienste leisten. Alle auf die Fortpflanzung bezüglichen Fragen werden eingehend behandelt, wie die Anatomie der Geschlechtsorgane, die Geschlechtszellen, der Geschlechtstrieb, Begattung, Befruchtung und Fruchtbarkeit, die Entwicklung und die Physiologie des Foetus, das Verhalten der Mutter während der Schwangerschaft, der Geburtsvorgang und das Verhalten von Mutter und Jungen nach der Geburt.

Leider ist ein Abschnitt — man kann nur sagen verunglückt, die Darstellung der Geschlechtsbestimmung. Hier werden die Schencksche Theorie und alle möglichen anderen alten Theorien vorgeführt, von der neuzeitlichen Lösung des Problems des Mechanismus der Geschlechtsbestimmung ist aber mit keinem Wort die Rede. Der Abschnitt könnte genau so gut vor 20 Jahren geschrieben sein. Das ist sehr bedauerlich auch deshalb, weil das Buch zweifellos auch unter den Tierzüchtern weite Verbreitung finden wird, und gerade in diesen Kreisen herrschen vielfach noch die unglaublichesten Vorstellungen über die Bestimmung des Geschlechtes.

Eine Eigentümlichkeit des Verfassers, deren Sinn wir nicht recht einsehen, ist es, die lateinischen Worte wie Ovar, Uterus, Vagina, Sperma etc. klein zu schreiben. Eine Ausnahme macht er nur mit Foetus und Embryo, die als — „Personennamen“ behandelt werden. Nachtsheim.



**Hoffmann, Hermann.** **Die Nachkommenschaft bei endogenen Psychosen.** Genealogisch-charakterologische Untersuchungen. (Studien über Vererbung geistiger Störungen. Herausgeg. von Ernst Rüdin.) (Monogr. a. d. Gesamtgebiet d. Neurologie und Psychiatrie, Heft 26). Julius Springer, Berlin, 1921, VI, 233 Seiten, Mk. 136.

I. Deszendenz bei der Dementia praecox (Schizophrenie). Die psychisch abartigen, charakterologischen Persönlichkeitstypen in Dementia praecox-Familien werden ausführlich dargestellt. Hoffmann, der sich hier vielfach an Kretschmer (Körperbau und Charakter, 1921, Springer-Berlin) anschließt, teilt diese „schizoiden“ Psychopathen in 4 Gruppen: 1. Gemütsruhige, 2. Gemütskalte, 3. Gemütsstumpfe, 4. Überempfindliche und Reizbare. „Anomalien des Gefühlslebens, Phlegma, Gemütskälte, Affektlahmheit und Gemütsabstumpfung in der verschiedensten Form“ charakterisieren diese Schizoiden. — Den Erbgang der Dementia praecox hält Hoffmann, wie Rüdin, für wahrscheinlich dihybrid rezessiv. Er sucht theoretisch und zahlenmäßig wahrscheinlich zu machen, daß die schizoiden Persönlichkeiten in bezug auf die dihybride Dementia-praecox heterozygot seien. Weinbergs Methoden kommen nicht zur Anwendung, da Hoffmann durchweg schizophrene Eltern als Probanden hat.

II. Deszendenz beim manisch-depressiven Irresein. Aus manisch-depressiven Familien werden die psychopathischen Formen, die zyklischen Persönlichkeiten herausgestellt; auf Kretschmers Aufstellungen, die bestätigt werden, wird mehrfach hingewiesen. Die Zyklischen, die den Kontrast zu den Schizoiden bilden, sind gekennzeichnet durch natürliche, warme Affektivität, Weltzugewandtheit. Das manisch-depressive Irresein dürfte „eine dominante Anomalie in irgendeiner Form“ sein; an Homomerie ist im Hinblick auf die neben- und nacheinander vorkommenden psychopathischen Zyklischen und psychotischen Zirkulären zu denken. Geschlechtsbegrenzte Vererbung ist unwahrscheinlich.

III. Anhang. Kasuistische Beiträge zur Erbllichkeit der Epilepsie und der paranoiden Psychosen. Bei Epilepsie ist Rezessivität zu vermuten. An typische epileptoide Charaktere will Hoffmann nicht glauben. Hinsichtlich der paranoiden Psychosen wird für die Kraepelinsche Paranoia, für die sogenannten Paraphrenien und für senile und praesenile Formen von Verfolgungswahn ein Zusammenhang mit der Dementia praecox gezeigt.

Hoffmann hat die angeschnittenen Probleme von vielen Seiten beleuchtet und besonders in den beiden Hauptteilen nachdrücklich darauf hingewiesen, wie ungemein schwierig es ist, das Schizoide vom Schizophren-psychotischen und das Zyklische vom Zirkulär-psychotischen abzugrenzen. Da uns die Klinik hier im Stich läßt, müssen wir gerade mit erbbiologischen Untersuchungen weiterzukommen suchen. Daß wir dabei über das Stadium des Durch tastens in Rüdens Sinn noch nicht hinaus sind, spricht Hoffmann deutlich aus. Es liegt in der Natur der Sache, daß das statistische Arbeiten auf diesem Gebiet gefährlich bleibt, solange nicht einigermaßen sichergestellt ist, wo das untersuchte „Merkmal“ anfängt und aufhört. Trotz dieses Bedenkens, das Hoffmann selbst keineswegs übersieht, ist das Buch nicht allein eine wertvolle Materialsammlung und eine wegen der methodologischen Versuche wichtige Leistung, sondern es hat vor allem noch das Verdienst, eine Reihe von Fragestellungen klar formuliert zu haben.

Eugen Kahn, München.



Die angegebenen Preise sind die im Juli 1922 gültigen; für das Ausland erhöhen sie sich durch den vorgeschriebenen Valuta-Zuschlag. Die Preise für gebundene Bücher sind unverbindlich.

# Abhandlungen zur theoretischen Biologie

herausgegeben von  
**Professor Dr. Julius Schaxel**

Vorstand der Anstalt für experimentelle Biologie, der Universität Jena

*Die Abhandlungen betreffen sich um die Errichtung des Gefüges der Begriffe, in dem die Ergebnisse planmäßiger Forschung vollständig und geordnet Aufnahme finden. Aus der Zusammenarbeit von Biologen und Philosophen sind bisher hervorgegangen:*

- Heft 1: **Über die Darstellung allgemeiner Biologie** von Julius Schaxel. Geheftet 45 Mk.
- .. 2: **Das Problem der historischen Biologie** von Richard Kroner. Geheftet 33 Mk.
- .. 3: **Der Begriff der organischen Form** von Hans Driesch. Geheftet 57 Mk.
- .. 4: **Die Gastpflege der Ameisen, ihre biologischen und philosophischen Probleme** von Erich Wasmann, S. J. Mit 1 Abb. im Text und 2 Doppeltafeln. Geheftet 81 Mk.
- .. 5: **Die Verwandtschaftsbegriffe in Biologie und Physik und die Darstellung vollständiger Stammbäume** von Kurt Lewin. Mit 11 Abbildungen im Text. Geheftet 27 Mk.
- .. 6: **Probiologie und Organisationsstufen, eine Hypothese und ihre Anwendung** von Victor Franz. Geheftet 33 Mk.
- .. 7: **Die Grundfiktionen der Biologie** von Julius Schultz. Geheftet 57 Mk.
- .. 8: **Von den Aufgaben der Tierpsychologie** von Bastian Schmid. Geheftet 24 Mk.
- .. 9: **Rassen- und Artbildung** von Friedrich Alverdes. Geheftet 66 Mk.
- .. 10: **Botanische Betrachtungen über Alter und Tod** von Ernst Küster. Geheftet 24 Mk.
- .. 11: **Reiz, Bedingung und Ursache in der Biologie** von Paul Jensen. Geheftet 30 Mk.
- .. 12: **Über den Begriff des Stoffwechsels in der Biologie** von A. Gottschalk. Geheftet 24 Mk.
- .. 13: **Die Beziehungen der Lebenserscheinungen zum Bewußtsein** von Theodor Ziehen. Geheftet 30 Mk.
- .. 14: **Die Teleologie Kants und ihre Bedeutung für die Logik der Biologie** von Emil Ungerer. Geheftet 36 Mk.
- .. 15: **Über umkehrbare Prozesse in der organischen Welt** von Valentin Haecker. Geheftet 21 Mk.

Ausführliche Verlagsverzeichnisse kostenfrei

Inhaltsverzeichnis von Bd. XXIX Heft 2

Abhandlungen	Seite
Hagedoorn, A. L. und A. C., Species crosses in Rats	97—121
Ikeno, S., Vererbungsversuche über die Blütenfarbe bei <i>Portulaca grandiflora</i>	122—135
<b>Kleinere Mitteilung</b>	
Deutsche Gesellschaft für Vererbungswissenschaft	135
<b>Referate</b>	
Banta, Arthur M., Selection in Cladocera on the basis of a physiological character (Kuttner)	141
Baur, Erwin, Die wissenschaftlichen Grundlagen der Pflanzenzüchtung (Zade)	139
De Mol, W. E., Über das Vorkommen von heteroploden Varietäten von <i>Hyacinthus orientalis</i> in den holländischen Kulturen Kappert	138
Fräuwirth und Roemer, Einführung in die landwirtschaftliche Pflanzenzüchtung (Zade)	139
Gerauld, John H., Blue green caterpillars: The origin and ecology of a mutation in hemolymph color in <i>Gölias (Eurymus) philodice</i> (Koehler)	141
Hoffmann, Hermann, Die Nachkommenschaft bei endogenen Psychosen (Kahn)	144
Schmaltz, R., Das Geschlechtsleben der Haussäugetiere (Nachtsheim)	143
Weil, A., Die innere Sekretion. Eine Einführung für Studierende und Ärzte (Koehler)	136
<b>Neue Literatur</b>	(1)–(59)

---

Verlag von Gebrüder Borntraeger in Berlin W 35

---

**Die stoffliche Grundlage der Vererbung** von Th. H. Morgan, Professor der experimentellen Zoologie an der Columbia-Universität in New-York. Vom Verfasser autorisierte, deutsche Ausgabe von Dr. Hans Nachtsheim, Privatdozent für Vererbungslehre an der Landwirtschaftlichen Hochschule Berlin. Mit 118 Abbildungen. Gebunden 162 Mk.

**Mechanismus und Physiologie der Geschlechtsbestimmung** von Professor Dr. Richard Goldschmidt, Mitglied des Kaiser-Wilhelm-Instituts für Biologie. Mit zahlreichen Abbildungen. Gebunden 150 Mk.

Die angegebenen Preise gelten für Juli 1922; für das Ausland erhöhen sie sich durch den vorgeschriebenen Valuta-Zuschlag.

---

Ausführliche Verlagsverzeichnisse kostenfrei

BAND XXIX HEFT 3 4 (Schlußheft von Bd. XXIX)

**ZEITSCHRIFT**  
**FÜR**  
**INDUKTIVE ABSTAMMUNGS-**  
**UND**  
**VERERBUNGSLEHRE**

HERAUSGEGEBEN VON

**E. BAUR** (BERLIN), **C. CORRENS** (DAHLEM-BERLIN), **V. HAECKER** (HALLE),  
**G. STEINMANN** (BONN), **R. v. WETTSTEIN** (WIEN)

REDIGIERT VON

**E. BAUR** (BERLIN)

IN VERBINDUNG MIT

**H. NACHTSHEIM**-BERLIN (REF. ZOOL.), **E. SCHIEMANN**-BERLIN (NEUE LITER.),  
**G. STEINMANN**-BONN (REF. PAL., NEUE LITER. PAL.),  
**F. v. WETTSTEIN**-BERLIN (REF. BOTANIK)

**LEIPZIG**  
**VERLAG VON GEBRÜDER BORNTRAEGER**  
1922

# **Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre**

---

Die „Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre“ erscheint in zwölftägigen Heften, von denen vier einen Band von etwa 20 Druckbogen bilden.

Manuskripte, zur Besprechung bestimmte Bücher und Separata, sowie alle auf die Redaktion bezüglichen Anfragen und Mitteilungen sind an

**Prof. Dr. E. Baur, Berlin N 4, Invalidenstraße 42,**

Landwirtschaftliche Hochschule

zu/senden, alle geschäftlichen Mitteilungen an die

**Verlagsbuchhandlung Gebrüder Borntraeger in Berlin W 35,**

**Schöneberger Ufer 12a.**

Die Mitarbeiter erhalten für Originalabhandlungen und kleinere Mitteilungen ein Bogenhonorar von 64 Mk., für Referate 96 Mk., für Literaturlisten 128 Mk. Bei Originalabhandlungen von mehr als drei Druckbogen Umfang wird nur für die ersten drei Bogen Honorar gezahlt. Dissertationen werden nicht honoriert.

Der durch Textfiguren und größere Tabellen eingenommene Raum wird nur bis zu einem Umfang von je einer Seite pro Bogen honoriert.

Außergewöhnlich hohe Korrekturkosten, die durch unleserliche Manuskripte oder größere nachträgliche Änderungen am Texte verursacht sind, werden vom Honorar in Abzug gebracht.

Die Abhandlungen und kleineren Mitteilungen können in deutscher, englischer, französischer oder italienischer Sprache verfaßt sein. Referiert wird im wesentlichen in deutscher Sprache.

Von den Abhandlungen werden den Autoren 50 Abzüge ohne besonderen Titel auf dem Umschlag kostenfrei geliefert, von den „kleineren Mitteilungen“ gelangen nur auf besondere, rechtzeitige Bestellung 50 Freiabzüge zur Anfertigung. — Werden weitere Sonderabzüge gewünscht, so ist die Anzahl rechtzeitig, spätestens bei Rücksendung der ersten Korrektur, zu bestellen. Die über 50 Exemplare hinaus gewünschte Anzahl der Separata wird mit 3 Mk. für jeden Druckbogen berechnet. Ein besonderer Titel auf dem Umschlag kostet 120 Mk. Etwa gewünschte Änderungen der Paginierung werden besonders in Ansatz gebracht. Bei mehr als 50 Abzügen gelangt stets ohne besonderen Auftrag ein Umschlag mit besonderem Titel zur Verwendung.

Einseitig bedruckte Sonderabzüge der „Neuen Literatur“ können von den Abonnenten der Zeitschrift zum Preise von 60 Mk. für den Band bei rechtzeitiger Bestellung bezogen werden.

# Untersuchungen über Intersexualität II.

Von **Richard Goldschmidt**, Berlin-Dahlem.

(Mit 19 Textfiguren und Tafel 2.)

(Eingegangen am 3. Februar 1922.)

## Inhalt.

	Seite
I. Weitere Mitteilungen zur Entwicklungsphysiologie der Intersexualität beim Schwammspinner . . . . .	146
1. Die intersexuelle Umwandlung der Antenne . . . . .	146
a) Die Entwicklung der normalen weiblichen Antenne . . . . .	147
b) Die Entwicklung der normalen männlichen Antenne . . . . .	151
c) Die Beziehungen zur Intersexualität . . . . .	154
d) Determinationspunkte . . . . .	155
2. Intersexuelle Strukturen der Puppenhülle . . . . .	156
3. Das Frenulum . . . . .	158
4. Lippentaster und Beine . . . . .	160
5. Fruchtbare intersexuelle Weibchen . . . . .	161
6. Weibchenmännchen vom Haupttypus . . . . .	161
7. Die Flügelfärbung der Intersexe . . . . .	162
8. Variabilität und Spezifität der Korrelationen; Determinationsmomente . . . . .	170
II. Temperaturversuche zum Intersexualitätsproblem . . . . .	171
1. Versuche bei 1° . . . . .	173
2. Versuche bei 8—9° . . . . .	174
III. Weitere Zuchtergebnisse . . . . .	178
1. Über eine Mutation der Valenz des Faktors M. . . . .	178
2. Konstanz und Variationsbreite der Resultate . . . . .	180
a) Die Kombinationen, die Geschlechtsumwandlung ergeben . . . . .	180
b) Kombinationen, die normale weibliche Nachkommenschaft ergeben . . . . .	181
c) Die Kreuzungen der Rasse Berlin . . . . .	181
d) Prüfung neuer Rassen . . . . .	182
Literatur . . . . .	185
Tafelerklärung . . . . .	185

Im ersten Teil dieser Untersuchungen stellte ich in Aussicht, allmählich die noch notwendigen Ergänzungen und Verbesserungen nachzuliefern. Denn wenn auch mit der Veröffentlichung von 1920 das Problem der Intersexualität im wesentlichen als geklärt betrachtet wurde, so erschien es dem Verfasser doch als eine Pflicht, alle noch vorhandenen Lücken im Tatsachenmaterial und der Beweisführung auszufüllen, um so mit der Zeit ein wirklich abgeschlossenes Werk hinzustellen. Natürlich ist das nur *cum grano salis* zu verstehen, denn eine vollständige Erschöpfung eines biologischen Problems ist ja dem Einzelnen nicht möglich. Dazu kommt, daß im Verlauf der weiteren Arbeit immer noch neue Möglichkeiten auftauchen, bei deren Verfolgen das Thema in andere Gebiete sich erweitert, die ursprünglich nicht in Betracht gezogen wurden. Aus diesem Grund wird diese, wie weitere ihr folgende Abhandlungen auch über den Rahmen eines bloßen Nachtrages zu früheren Untersuchungen in vielen Punkten hinausgehen.

## **I. Weitere Mitteilungen zur Entwicklungsphysiologie der Intersexualität beim Schwammspinner, *Lymantria dispar*.**

Die entwicklungsphysiologische Analyse der Intersexualität hatte zu dem Ergebnis geführt, daß Intersexualität darin besteht, daß ein Individuum bis zu einem bestimmten Moment seiner Entwicklung sich mit einem Geschlecht, seinem genetischen Geschlecht, entwickelt, von jenem Moment, dem „Drehpunkt“ an aber seine Entwicklung mit dem andern Geschlecht vollendet. Ist das genetische Geschlecht männlich, so entsteht männliche Intersexualität, ist es weiblich, so erscheint weibliche Intersexualität. Je später die zeitliche Lage des Drehpunktes, um so schwächer die Intersexualität, je früher er auftritt, um so höher die Intersexualität, mit der Endstufe der völligen Geschlechtsumwandlung. Durch die Analyse der intersexuellen Umwandlungen der einzelnen Organe und den Vergleich mit der normalen Entwicklung konnten diese Sätze, die wir kurz das Zeitgesetz der Intersexualität nannten, bewiesen werden.

### **1. Die intersexuelle Umwandlung der Antennen.**

In den U. ü. I.<sup>1)</sup> wurden die ja besonders instruktiven intersexuellen Umwandlungen der Antennen ausführlich besprochen und illustriert.

---

<sup>1)</sup> Mit U. ü. I. sei im folgenden immer unsere Hauptarbeit: Untersuchungen über Intersexualität, diese Ztschr. Bd. 23, 1920 angeführt.

Es wurde gezeigt, daß die weibliche Antenne mit steigender Intersexualität durch Verlängerung der Fiedern sich in die männliche umwandelt. Die Erklärung war im wesentlichen die, daß bei Eintritt des Drehpunktes die kurzen weiblichen Antennenfiedern auszuwachsen beginnen, bis das Ende der Entwicklung, die Chitinisierung, dem ein Ende setzt. Also je früher der Drehpunkt, um so mehr Zeit zum Auswachsen, um so länger die Fiedern. Anders beim männlichen Geschlecht. Hier behalten die Fiedern bis zu hohen Intersexualitätsstufen männlichen Charakter. Erst dann beginnt die innere Fiederreihe weiblich zu werden, während die äußere noch männlich bleibt. Das lange Unverändertbleiben der männlichen Antenne erklärt sich dadurch, daß die Fiedern sich früh in

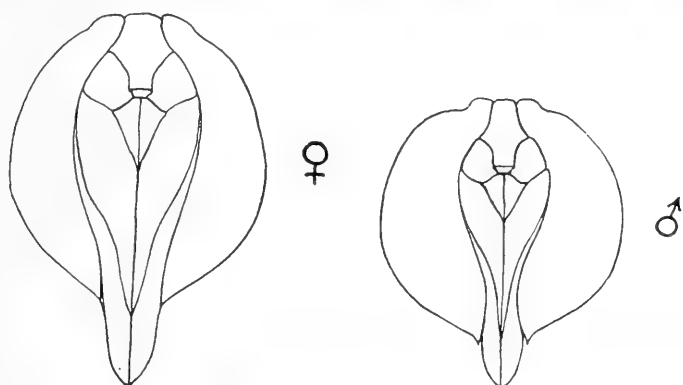


Fig. 1. Puppenkopf von der Ventralseite zur Demonstration der Antennenform.

der Puppe differenzieren und somit zur Zeit des Drehpunktes fertiggestellt sind. Änderungen sind daher nur möglich, wenn der Drehpunkt in die erste Puppenperiode fällt. Das Vorseilen einer Fiederreihe kann nur so erklärt werden, daß normalerweise die beiden Fiederreihen hintereinander angelegt werden; doch fehlten bisher darüber entwicklungs-geschichtliche Angaben. Die Wichtigkeit gerade der Antennen für das Verständnis der Intersexualität, machte es nun nötig, die bisher praktisch unbekannte Antennenentwicklung zu studieren, eine Arbeit, die dann auch zu sehr interessanten Ergebnissen für unser Problem führte.

a) Die Entwicklung der weiblichen normalen Antenne. Es handelt sich, wie gleich vorausgeschickt sei, für unser Problem nur um die Entwicklung der äußeren Form; auf die histologische Differenzierung wird nicht weiter eingegangen werden. Zur Zeit der Verpuppung werden die Imaginalscheiben der Antennen bekanntlich aus-

gestülpt und stellen zwei dünnwandige mit Blut gefüllte und reichlich mit Tracheen versorgte Säcke dar, die sich flach dem Puppenkopf anlegen.

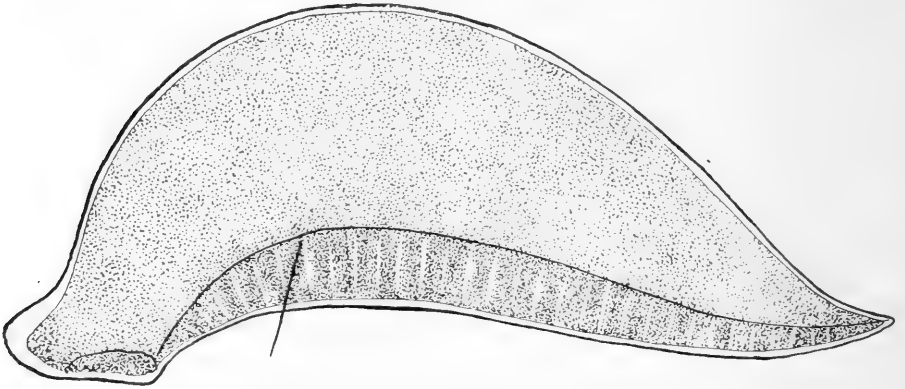


Fig. 2. Ganz junge Puppenantenne.

Die Chitinoberfläche erhärtet dann und bildet den antennalen Puppenschild jederseits ventral am Kopf. Seine Form ist in beiden Geschlechtern ein wenig verschieden, doch lange nicht so, wie es die

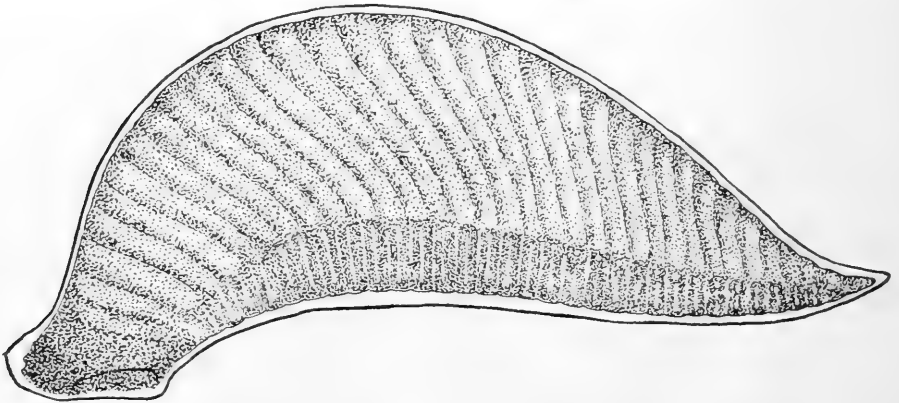


Fig. 3. Entwicklungsstadium I der weiblichen Antenne.

späteren Organe sind, wie Textfigur 1 erkennen läßt. Bereits in diesem frühesten Stadium ist die Antennenanlage aber schon etwas differenziert. Erstens ist der Querschnitt des Sackes der eines Dreieckes, dessen



breite Basis nach außen liegt, also der äußeren Chitinhülle anliegt und dessen Spitze nach dem Körperinnern zeigt. Körperlich stellt also der Sack ein dreikantiges eingebogenes Prisma dar: die beiden basalen

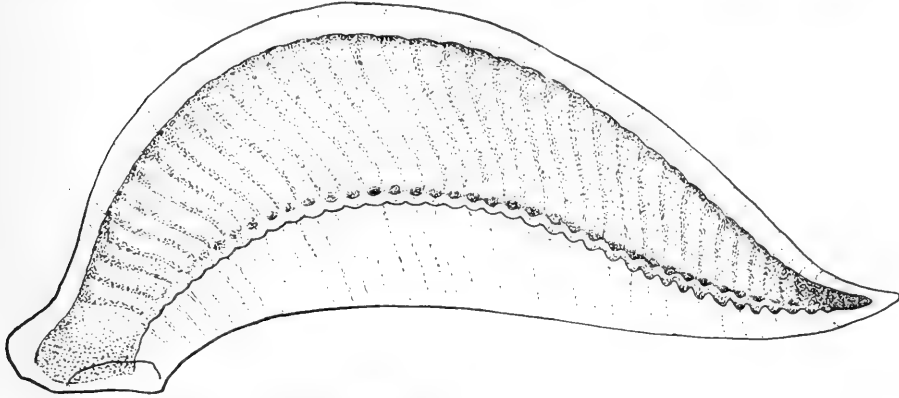


Fig. 4. Entwicklungsstadium II der weiblichen Antenne.

Kanten sind das Vorder- und Hinterende des Antennenschildes, die dritte Kante ist eine Bogenlinie, die etwa parallel zum Außenrand näher dem Innenrand verläuft, wie Textfigur 2 zeigt. (Diese, wie die

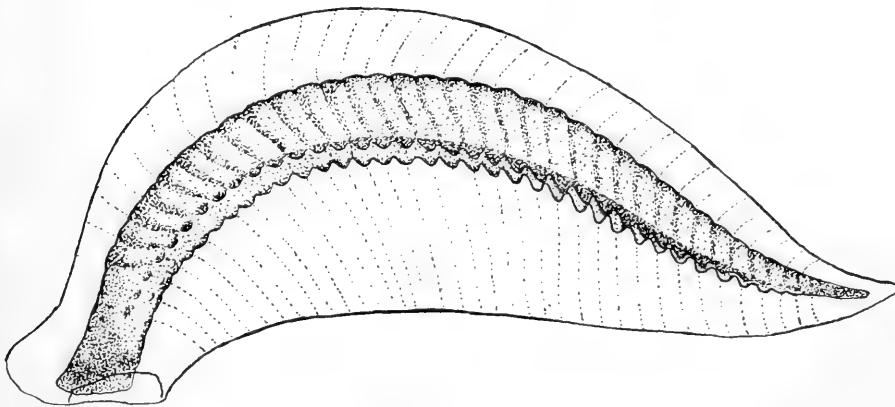


Fig. 5. Entwicklungsstadium III der weiblichen Antenne.

folgenden Abbildungen, sind so gewonnen, daß die Antennenanlagen mit dem Chitinschild von der Puppe abpräpariert wurden und nun von innen gesehen auf dem Chitinschild liegend dargestellt sind.) Eine zweite

Differenzierung betrifft die epitheliale Auskleidung des Sackes. Während sie auf dem größten Teil seiner Fläche weiter keine Differenzierung erkennen läßt, ist eine solche bereits zwischen der Kante und dem Innenrand erkennbar. Hier sind nämlich die Epithelzellen in Reihen derart geordnet, daß im gefärbten Präparat parallele dunklere Streifen erscheinen, wie Fig. 2 zeigt. Dies ist bereits die erste Andeutung der Antennenfiedern.

Es sei, obwohl es nicht in den Rahmen dieser Untersuchung gehört, darauf hingewiesen, daß die Tatsachen der epithelialen Differenzierung der Stelle des Sackes, aus der später die Antennenfiedern entstehen werden, auch in anderer Beziehung von Interesse ist. Bei vielen Schmetterlingen, z. B. den Saturniden, zeigt das Puppenschild der Antenne bereits eine Streifung, die der späteren Antennenfiederung entspricht. Da das Schild ja vom Epithel des Antennensackes ausgeschieden wird, demonstriert hier das Ausscheidungsprodukt bereits eine Differenzierung des Epithels, die für unsere Methoden erst viel später deutlich sichtbar wird. Wir werden später beim Flügel dem gleichen Problem nochmals begegnen.

Die nächste Differenzierung, die an der Antenne sichtbar wird, besteht darin (Textfig. 3), daß auch das Epithel der übrigen Antennenoberfläche eine streifenartige Anordnung zeigt, die mit der jenseits der Kante übereinstimmt. Diese letztere Streifung wird deutlicher und wenn man nun Stücke der Wand des Antennensacks isoliert, bemerkt man, daß sie sich in parallele Falten zu legen beginnt: sie sieht etwa aus wie ein Stück Wellblech. Bis hierher sind die Vorgänge in beiden Geschlechtern im wesentlichen gleich. In der weiblichen Antenne beginnt nun eine Schrumpfung einzutreten, die die Außen- wie Innenkante allmählich von dem Rand des Antennenschildes loslöst, und zwar die Innenkante mehr als die Außenkante. Ziemlich weit vorgeschritten zeigt diesen Vorgang bereits Textfig. 4. Der Weg, den dabei die Antennenkanten zurückgelegt haben, wird deutlich durch Falten eines dünnen Chitinhäutchens angegeben, das zwischen Antennensack und hartem Schild liegt, und dessen Falten wie Aufhängebänder der Antenne wirken. Sie sind in Fig. 4 als punktierte Linien angedeutet. Um diese Zeit fangen auch die Anlagen der Antennenfiedern an sichtbar zu werden. Indem beim Zurückziehen des Antennensackes Einkerbungen zwischen den erwähnten Epithelreihen am freien Antennen-Innenrand auftreten, werden kurze, stumpfe Lappchen ausgespart, die den Beginn der äußeren Fiederreihe darstellen. Wie Textfig. 4 zeigt, geht dabei die Stelle der größten Biegung des die Fiedern tragenden Randes ein wenig in der Entwicklung voraus. Ein klein wenig später wird auch die Anlage der inneren Fiederreihe sichtbar in Gestalt von Epithelknöpfen, die entlang

der Kante an der Innenfläche der Antennenanlage auftreten, wie ebenfalls Textfig. 4 zeigt. Die weitere Entwicklung führt dann den begonnenen Prozeß in genau der gleichen Richtung zu Ende, wie ohne weiteres aus Textfig. 5 und 6 hervorgeht. Der Antennenschaft wird immer kompakter. Durch seine Zusammenziehung werden die Antennenfiederchen mehr und mehr herausgearbeitet, wobei wohl auch ein geringfügiges Längenwachstum mitspielt. Der Unterschied zwischen den beiden Fiederreihen verwischt sich dabei allmählich. Indem sich schließlich der Antennenschaft gliedert und die gesamte feine histologische Differenzierung eintritt, vollendet sich die Antenne und chitinisiert schließlich. Diese Entwicklung ist im wesentlichen mit der ersten Hälfte der Puppenzeit abgeschlossen.

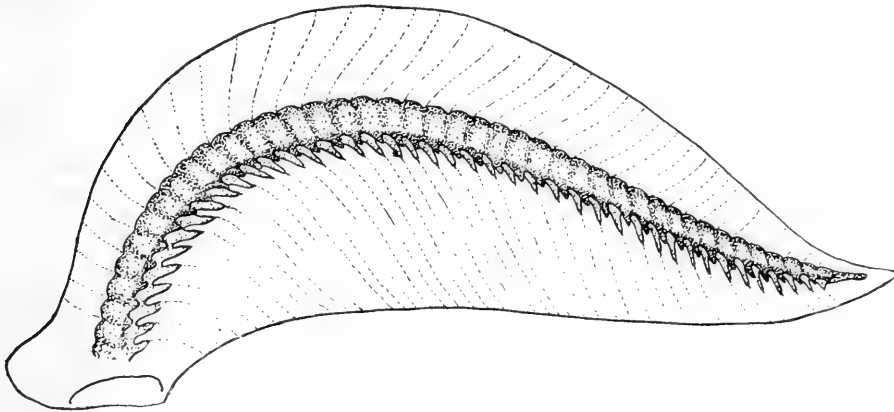


Fig. 6. Entwicklungsstadium IV der weiblichen Antenne.

b) Die Entwicklung der männlichen normalen Antenne. Diese verläuft in einigen entscheidenden Punkten anders als die der weiblichen Antenne. Die ersten Entwicklungsvorgänge sind im wesentlichen identisch mit den für die weibliche Antenne beschriebenen und in Textfig. 2 und 3 abgebildeten. Bei der männlichen Antenne beginnt sich nun die äußere Fiederreihe zuerst zu entwickeln, indem vom Rand der Anlage her Einkerbungen auftreten, die zwischen die Epithelreihen, die die Fiederanlage darstellen, einschneiden (Textfig. 7). Von der inneren Fiederreihe sieht man um diese Zeit nichts als eine Reihe von Epithelverdickungen entlang der oft erwähnten Kante. Nun wird die äußere Fiederreihe weiter ausgearbeitet, indem die Einkerbungen vom Rand aus nach dem Schaft zu vorwachsen. Es ist schwer, diesen Vor-

gang richtig zu beschreiben: man kann ihn sich vielleicht am besten vorstellen, wenn man sich eine flache etwas aufgeblasene Düte vorstellt, in die vom Rand her vorschreitend eine Reihe paralleler Einschnitte

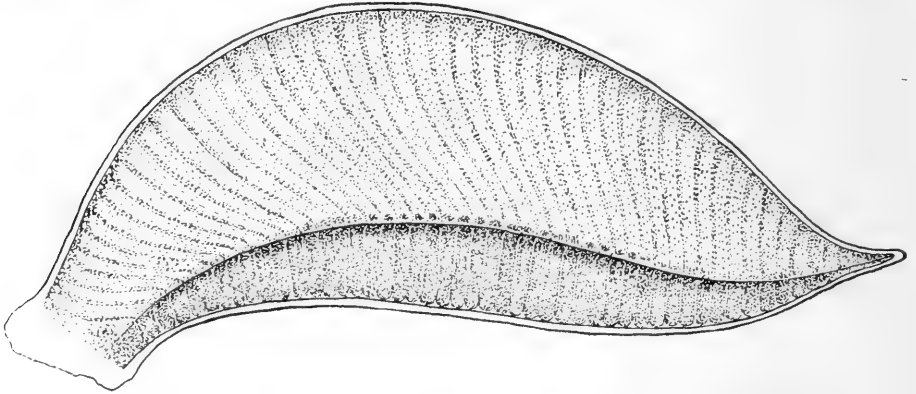


Fig. 7. Entwicklung der männlichen Antenne I.

gemacht werden, deren Ränder zwischen Ober- und Unterseite sofort verkleben, so daß fingerförmige Lappen gebildet werden, die sich durch weiteres Einschneiden vergrößern. Dabei wird die breite Düte allmäh-

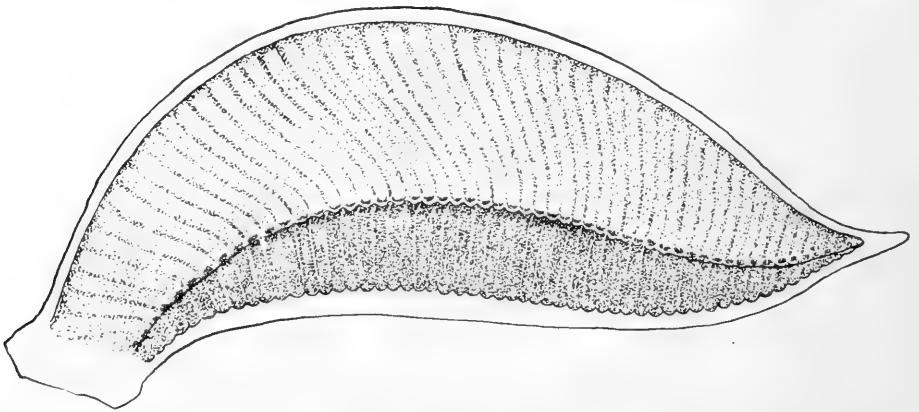


Fig. 8. Entwicklung der männlichen Antenne II.

lich in einen immer enger werdenden Schlauch verwandelt, an dem die immer länger werdenden fingerförmigen Anhänge hängen. Genau so vollzieht sich tatsächlich das Herausarbeiten der äußeren Antennen-

fiederreihe aus dem Sack der Antennenanlage, wobei mit fortschreitend zunehmender Länge der Fiedern der Antennenschaft sich verschmälert. Die Serie Textfiguren 8—11 illustriert dies Verhalten. Sozusagen als Führung dient dabei wieder die dünne gewellte Chitinmembran, die der harten Chitinscheide anliegt. Man stelle sich also etwa vor, daß der häutige Antennensack auf einem Stück Wellblech liegt, und das Herausarbeiten der Antennenfiedern entlang den hohen Kanten erfolgt. Textfigur 9 zeigt diese Kanten wieder als Punktreihen. Während nun die äußere Fiederreihe gewissermaßen in den Antennenkörper hineingeschnitten wird, wächst umgekehrt die innere Fiederreihe von der Kante aus, die selbst mit der fortschreitenden Differenzierung dem

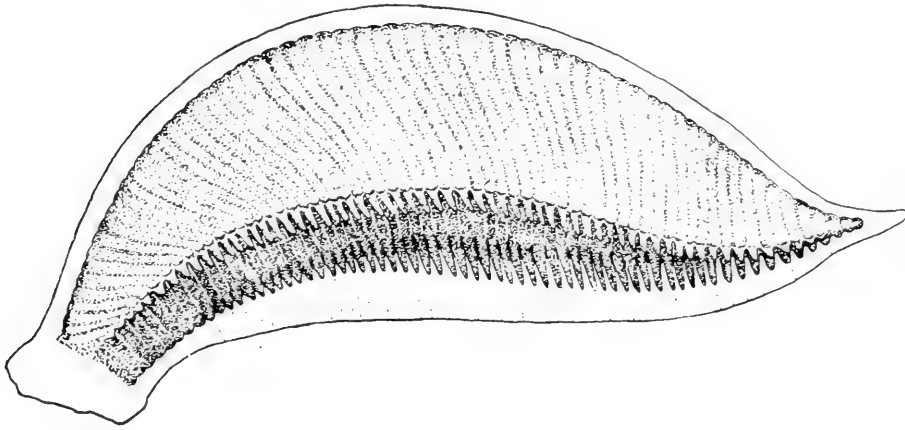


Fig. 9. Entwicklung der männlichen Antenne III.

konvexen Rand der Antenne zuwandert, heraus als eine Reihe vorwachsender Fäden. Da ihre Differenzierung aber erst später beginnt, so ist die innere Reihe weit hinter der äußeren zurück und holt sie erst ganz am Ende der Entwicklung ein. Besser als lange Beschreibungen erläutern den merkwürdigen Vorgang die Textfiguren 8—11.

Es sei hier eine interessante Anomalie der Antenne erwähnt, die sich gelegentlich findet. In unsern Zuchten wurde sie besonders in Temperaturexperimenten beobachtet. Sie besteht darin, daß in einer männlichen Antenne ein Teil der Fiedern bis kurz vor den freien Enden durch eine Chitinmembran ersetzt ist. Wie aus der vorhergehenden Beschreibung sich ergibt, ist in diesem Fall ein Teil der Antenne nicht über das Entwicklungsstadium der Textfigur 9 hinausgekommen. Als die Chitinisierung eintrat, wurde dann das Vorhandene chitiniert. Übrigens auch ein hübsches Beispiel für das scharf determinierte Zusammenarbeiten unabhängiger Entwicklungsvorgänge.

c) Die Beziehungen zur Intersexualität. Wir hatten bereits ohne nähere Kenntnis der Entwicklungsvorgänge geschlossen, daß die intersexuellen Umwandlungen der weiblichen Antennen so vor sich gehen müssen, daß vom „Drehpunkt“ an die Seitenfiedern auswachsen, bis die Chitinisierung dem ein Ende bereitet. Die entwicklungsgeschichtlichen Daten zeigen, daß diese Interpretation im wesentlichen richtig ist. Sie muß nur noch durch folgendes vervollständigt werden: Wir sahen ja, daß die weibliche Antenne bei ihrer Entwicklung von der konvexen wie der konkaven Seite her sich kontrahiert, wodurch der Schaft gebildet wurde; die männliche Antenne dagegen erhielt ihren Schaft, indem von der konkaven Seite her die langen Fiedern der Außenreihe in den

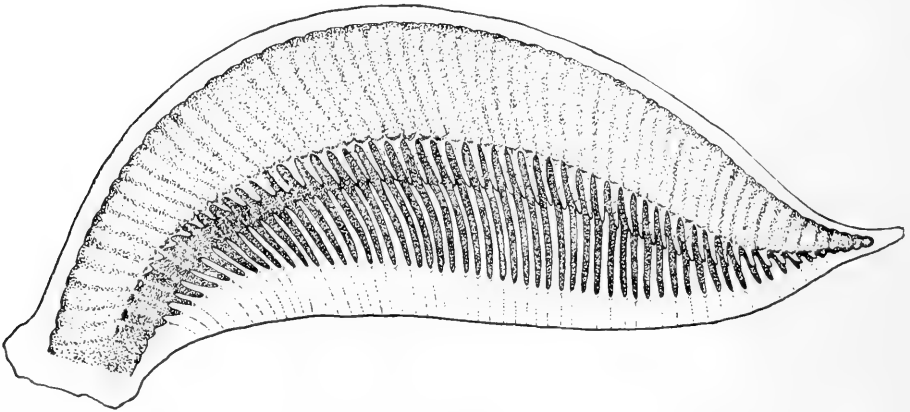


Fig. 10. Entwicklung der männlichen Antenne IV.

Antennensack hineingearbeitet wurden. Wenn nun für eine weibliche Antenne der Drehpunkt kommt, bevor der Schaft sich ganz zusammengezogen hat, so wird von nun an die Fiederbildung männlich fortschreiten, also auch auf dem Weg des „Hineinarbeitens“, wie es soeben näher geschildert wurde. Die Verlängerung der Fiedern findet also nicht oder nicht nur durch Auswachsen statt, sondern auch durch Differenzierung nach männlicher Art. Betrachtet man demnach ein Entwicklungsstadium der Antenne eines mittelstark intersexuellen Weibchens etwa im Stadium der Textfigur 10, so findet man einerseits zwar die Fiedern in dem Zustand, wie sie dort für die männliche Entwicklung abgebildet sind, der Antennenschaft aber ist an der konvexen Seite vom Schild zurückgezogen wie beim Weibchen.

Was nun die männliche Intersexualität betrifft, so ist es klar, daß bis in hohe Stufen hinauf normale männliche Antennen erscheinen, da sich ja bereits in den ersten Stadien der Puppenruhe entscheidet, daß die Antennenwicklung nach dem männlichen Typus verlaufen wird. Die merkwürdige Tatsache war nun die, daß in den höheren Stufen männlicher Intersexualität die äußere Fiederreihe männlich, die innere aber ganz weiblich oder von der Basis zur Spitze fortschreitend teilweise weiblich ist. Wir bemerkten dazu 1920: „Hier hätten wir einen schönen Prüfstein der Theorie: die Erklärung müßte sein, daß der Drehpunkt bald nach der Verpuppung in die Zeit der Fiederdifferenzierung fällt und daß die innere Fiederreihe sich nach der äußeren differenziert und

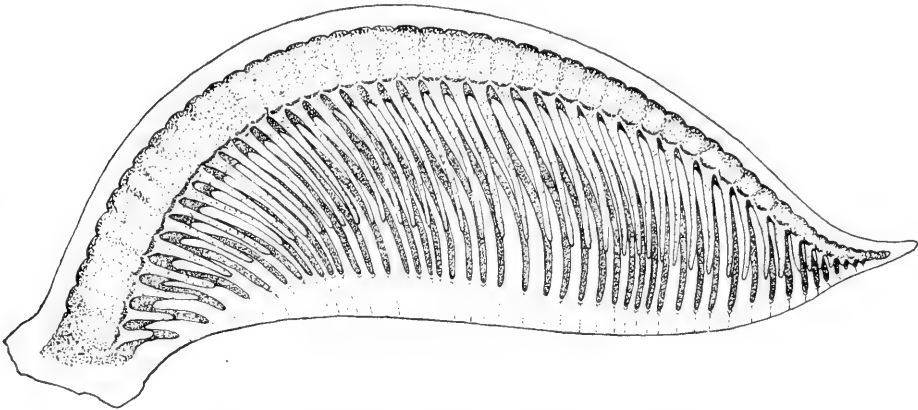


Fig. 11. Entwicklung der männlichen Antenne V.

zwar in der Richtung von der Peripherie zur Basis. Wir konnten leider bisher die entwicklungsgeschichtlichen Studien noch nicht anstellen.“ Die Beschreibung der Entwicklung der männlichen Antenne hat nun, wie wohl nicht weiter ausgeführt zu werden braucht, die Erwartung auf das glänzendste bestätigt und so der Analyse der Intersexualität ein hübsches Glied zugefügt.

d) Determinationspunkte. Hier muß nun bereits auf ein Problem hingewiesen werden, dem wir später noch eine besondere Erörterung widmen müssen. Es scheint, daß (wie das den Entwicklungsmechanikern wohl bekannt ist) bei der Entwicklung eines jeden Organs ein Determinationspunkt eintritt, nach dem eine Änderung der Differenzierungsrichtung nicht mehr möglich ist. Die schönsten Beispiele sind ja

dafür bekanntlich von Spemann und Harrison analysiert worden. Auch bei den intersexuellen Umwandlungen treffen wir ständig auf diese Tatsache. So ist etwa bei den besprochenen Antennen intersexueller Männchen die äußere Fiederreihe noch nicht fertig, wenn der Drehpunkt eintritt. Während nun die innere an der weiteren männlichen Differenzierung verhindert wird, führt die äußere sie zu Ende. Letztere hat eben sichtlich ihren Determinationspunkt bereits überschritten und die einmal eingeschlagene Differenzierungsrichtung kann nicht mehr rückgängig gemacht werden.

Endlich sei hier ein anderes Problem wenigstens angedeutet. Bei der zu den Lymantriiden gehörigen Gattung *Orgyia* hat das Männchen Fühler, deren äußere Fiederreihe lang wie beim Schwammspinner ist, während die innere rudimentär und stummelförmig ist. Der Fühler sieht also wie der eines intersexuellen Disparmännchens aus. Die Tatsache hat eine große Bedeutung, wenn man versucht, phylogenetische Erscheinungen vom Standpunkt unserer quantitativen Theorie aus zu betrachten (s. Goldschmidt 1920). Hier sei nur auf das Problem hingewiesen.

## 2. Intersexuelle Strukturen der Puppenhülle.

In den U. ü. I. sind S. 169 die sexuellen Unterschiede der Puppenhülle besprochen und abgebildet. Es wurde dort bemerkt, daß bei weiblicher Intersexualität die Strukturen der Puppenhülle bis zu den höchsten Stufen weiblich bleiben und dann männlich werden. Nur bei der höchsten Stufe, den Weibchenmännchen, wurden gelegentlich kleine Abnormitäten in der sonst männlichen Puppenhülle beobachtet. Inzwischen erhielten wir in unsern Zuchten einen neuen Typ von höchstgradig-intersexuellen Weibchen (Weibchenmännchen — deren Beschreibung einer der nächsten Abschnitte bringt), für die es auch charakteristisch ist, daß die Puppenhülle allerlei abnorm wirkende Übergänge vom weiblichen zum männlichen Zustand zeigt. Eine Skizze der normalen Segmentierung an der ventralen Seite des Hinterrandes der weiblichen und männlichen Puppe findet sich in den U. ü. I. Bei der intersexuellen Umwandlung hört zunächst der stark gebogene Segmentverlauf des Weibchens auf und geht allmählich in den männlichen Zustand über. Solche Übergänge sind in den Photographien 2—5 Taf. 2 sichtbar. Gleichzeitig beginnt die mediane Furche hinter der letzten Segmentgrenze, die für das Weibchen besonders charakteristisch ist, zu einer Grube zu werden, die unregelmäßige Gestalt zeigt, von eigenartigen wulstigen Lippen umgeben wird und alle möglichen abnorm aussehende Konfigurationen zeigen kann, von denen einige in den ge-



nannten Photographien sichtbar werden. Eine eingehende Beschreibung hat nicht viel Sinn, da wir gar nichts darüber wissen, wie die Gestaltung der Körperoberfläche der sich verpuppenden Raupe die Entstehung der Skulpturen bedingt. Immerhin, wenn wir uns das oft recht merkwürdig gestaltete Hinterende solcher Intersexe ansehen, wie es durch die intersexuelle Ausbildung des Kopulationsapparates bedingt ist, können wir ahnen, daß zur Zeit der Verpuppung sich an der entscheidenden Stelle eine der Einstülpung des Heroldschen Organs entsprechende Grube befand, über der die Puppenhülle die abgebildete Konfiguration annimmt. In Photographie 9 auf Taf. 2 und Textfig 12, ist das Aussehen solcher intersexueller Abdomina vom fertigen Falter wiedergegeben. Die Ab-

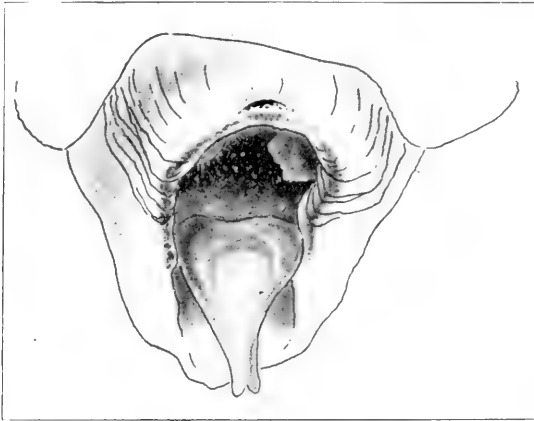


Fig. 12. Hinterende eines höchst intersexuellen ♀ von der Bauchseite mit Uncus, rudimentären Valven und tiefer Grube.

bildungen können gleichzeitig als Ergänzung zur Beschreibung der mazerierten Kopulationsapparate in den U. ü. I. dienen.

Eine besondere Abnormität, die sich gelegentlich an solchen Intersexen findet und auch in der Puppenhülle sichtbar wird, zeigt die Photographie 13 Tafel 2. Am Hinterende des Abdomens finden sich ventral rechts und links je ein eigenartiges Chitingebilde. Sein Abguß tritt in der Puppenhülle Fig. 3 als Warze (mit dem hellen Hof) hervor. Nach dem Mazerationspräparat ist es möglich, daß es sich um eine abnorme Ausbildung einer paarigen bursa copulatrix handelt. Es ist aber auch sehr gut möglich, daß wir die chitinisierten und nicht weiter ent-

wickelten Anlagen eines Imaginalscheibenpaares vor uns haben, das vor dem Drehpunkt als Anlage eines Teils der weiblichen Geschlechtsausführwege vorhanden war.

### 3. Das Frenulum.

In den U. ü. I. wurde bei der Beschreibung der Intersexe das von den Systematikern als Geschlechtsunterscheidungsmerkmal besonders ge-

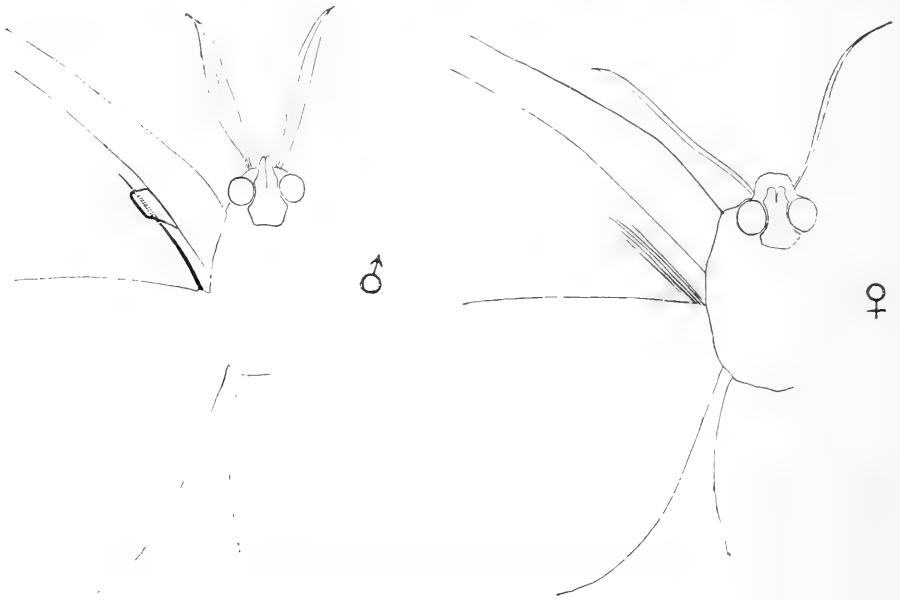


Fig. 13. Unterseite von rechtem Flügelpaar mit dem Frenulum.

schätzte Frenulum nicht berücksichtigt. Das Frenulum ist beim normalen Männchen eine harte Chitinborste, die am Vorderrand der Unterseite des Hinterflügels sitzt und diesen dadurch mit dem Vorderflügel verbindet, daß sie in eine retinaculum genannte aus Schuppen gebildete Tasche hineinpaßt (Textfig. 13). Beim Weibchen besteht das frenulum aus einem Bündel dünnerer Borsten und das Retinaculum fehlt. Das Verhalten dieser Organe bei weiblicher Intersexualität geht aus folgender Tabelle hervor:

Intersexueller Typus	Kreuzung	Frenulum	Retinaculum
Beginnend	Kum $\times$ Gifu II V A 49	weiblich	weiblich
"	Kum $\times$ Ogi V A 48	"	"
"	Kum $\times$ Gifu II V B 49	"	"
"	Jap $\times$ Br. Jap X T 19	"	"
schwach-mittel	Tess $\times$ Gifu A 1921, 31	"	"
"	Tess $\times$ Gifu B 1921, 31	"	"
mittel-stark	Tess $\times$ Ogi 1921, 34	"	"
"	Berl $\times$ Ogi 1921, 23	"	"
"	Mass $\times$ Ogi W A 92	"	"
stark-höchst-gradig	Berl $\times$ Gifu A 1921, 21	Minusindivid. weiblich	Minusindivid. weiblich
stark-höchst-gradig	Fiu $\times$ Gifu I V A 35	Plusindivid. männlich	Plusind. fast männlich beinahe männlich
höchstgradig	Berl $\times$ Gifu B 1921, 22	"	"
"	Fiu $\times$ Jap X V B 8	"	männlich

Die Tabelle zeigt, daß das Frenulum bis in die allerhöchsten Intersexualitätsstufen hinauf weiblich bleibt und dann erst männlich wird. Es ist dazu noch zu bemerken, daß die Flügelfarbe in der ganzen Serie männlich ist, der Flügelschnitt aber etwa auf gleicher Stufe mit dem Frenulum männlich wird. Der Befund dürfte den Erwartungen aus dem Zeitgesetz der Intersexualität entsprechen: denn wenn auch nichts über die Entwicklung des Frenulums bekannt ist, so dürfte doch anzunehmen sein, daß seine Determination ebenso wie die der Flügelschuppen frühzeitig im Puppenleben spätestens vollzogen ist. (Wir werden später den Punkt für die Flügelschuppen diskutieren.) Das Retinaculum wird in gleicher Weise wie das Frenulum umgewandelt; entsprechend seinem Bau besteht aber eine Möglichkeit für die Ausbildung von Übergangsstufen zwischen dem männlichen und dem weiblichen Zustand. Sie werden in der Tat auch angetroffen, nämlich als unvollkommene Ausbildung der Schuppenklappe, die ja das Retinaculum ist.

Ein sehr merkwürdiger Befund ergab sich nun für das Verhalten des Frenulum bei männlicher Intersexualität. Wie in den U. ü. I. ausführlich geschildert wurde, ist es für die männliche Intersexualität charakteristisch, daß die weibliche Flügelfärbung in scharf abgegrenzten Flecken auf dem männlichen Flügel erscheint, Flecken, die dann mit steigender Intersexualität an Umfang zunehmen. Diese Flecken zeigen aber nicht nur weibliche Farbe sondern auch weibliche Schuppenform. Es zeigte sich nun, daß das Frenulum sich genau verhält, wie die

Flügelstelle, von der es entspringt. Ist diese weiblich gefärbt, so ist auch das Frenulum weiblich; ist sie männlich gefärbt, so ist auch das Frenulum männlich. Und da die weiblichen Flecken ja ganz unsymmetrisch verteilt sind, so kann es kommen, daß der eine Hinterflügel ein weibliches, der andere ein männliches Frenulum besitzt. Es gibt nun, wie in den U. ü. I. nachzulesen ist, auch einen Typus weiblicher Intersexualität, bei dem die männliche Flügelfärbung in Gestalt von Flecken auf weiblichem Grund auftritt, der sogenannte Gifutypus. Für ihn gilt aber in bezug auf das Frenulum genau das gleiche wie für die männliche Intersexualität. Diese Tatsachen haben eine große theoretische Bedeutung, wie im Abschnitt über die Flügelfärbung ausgeführt werden wird.

#### 4. Lippentaster und Beine.

In den U. ü. I. wurden auch die sexuellen Differenzen in Lippentastern und Beinen nicht berücksichtigt. Sie seien hier ebenfalls nachgetragen. Die palpi labiales sind beim Weibchen auf der Unterseite viel dunkler als beim Männchen. Während die Beine beim Männchen ziemlich hell sind, ist tibia, tarsus und ein Teil des femur beim Weibchen schwarz. Das Verhalten weiblicher Intersexe in bezug auf diese Charaktere zeigt wieder die folgende Tabelle:

Intersexueller Typus	Kreuzung	Palpi	Beine
Beginnend	Kum $\times$ Gifu II V A 49	weiblich	weiblich
"	Kum $\times$ Ogi V A 48	"	"
"	Kum $\times$ Gifu II V B 49	"	"
"	Jap. Br. $\times$ Jap. X T 19	"	"
schwach-mittel	Tess $\times$ Gifu A 1921, 31	$\pm$ weiblich	$\pm$ intermediär
"	Tess $\times$ Gifu B 1921, 32	"	"
mittel-stark	Tess $\times$ Ogi 1921, 34	intermediär	intermediär-männlich
"	Berl $\times$ Ogi 1921, 23	"	"
"	Mass $\times$ Ogi W A 92	"	"
stark-höchstgradig	Berl $\times$ Gifu A 1921, 21	$\pm$ männlich	$\pm$ männlich
"	Fiu $\times$ Gifu I V A 35	"	"
höchstgradig	Berl $\times$ Gifu B 1921, 22	männlich	männlich
"	Fiu $\times$ Jap X V B 8	"	"

Die Tabelle zeigt, daß die Farbe von Labien und Beinen nicht der Flügelfarbe folgt, sondern sich mit steigender Intersexualität allmählich vom weiblichen in den männlichen Zustand umwandelt. Sie

geht dabei ziemlich parallel der Umwandlung der Antennen, und es darf vielleicht darauf hingewiesen werden, daß auch entwicklungsgeschichtlich Beine und Antennen sich synchron differenzieren, während die Flügelentwicklung langsamer fortschreitet.

### 5. Fruchtbare intersexuelle Weibchen.

In den U. ü. I. wurde mitgeteilt, daß nur die Weibchen gerade beginnender Intersexualität noch fruchtbar sind. Nur in Ausnahmefällen wurde Fruchtbarkeit bei schwach-mittel intersexuellen Individuen angetroffen. Die Ursache der Unfruchtbarkeit ist dabei teils die Unmöglichkeit normaler Kopulation, teils die Unmöglichkeit der Eiablage. Im Laufe der Jahre sind mir nun dreimal Zuchten schwacher-mittlerer Intersexualität begegnet, in denen vereinzelt Individuen kopulierten und legten. Der erste Fall trat bereits 1910 auf und das Resultat der Zucht wurde veröffentlicht. Eine ganze Anzahl solcher Gelege wurde 1917 aus der Kreuzung Mass  $\times$  Gifu II erhalten, sie wurden aber leider Kriegsoffer. Im letzten Jahre erhielt ich nun wieder eine Anzahl Kopulationen in der neuen Kombination Tessin  $\times$  Gifu A (s. später). Aber auch nur ein einziges Weibchen legte auch ab. Wegen des beträchtlichen Interesses, das dem zukommt, seien einige Photographien gegeben. Fig. 6 Taf. 2 zeigt das intersexuelle Weibchen in copula und zwar ist das Männchen vollständig unter den weiblichen Flügel geschlüpft. Fig. 7 zeigt ein anderes Weibchen der gleichen Zucht bei der Eiablage. (Die Flügel sind mit Nadeln zur Seite gesteckt, wodurch das Tier sich nicht stören läßt.) Es wurde nur ganz wenig Afterwolle unregelmäßig abgerieben und dann 16 Eier gelegt (normal mehrere Hundert). Das fertige rudimentäre Gelege zeigt neben einem normalen (Fig. 11) Fig. 10, in der das rudimentäre außerdem noch vergrößert ist, um die Eier zu zeigen<sup>1)</sup>.

### 6. Weibchenmännchen vom Haupttypus.

Als Weibchenmännchen waren die höchsten Stufen weiblicher Intersexualität bezeichnet worden, die schon kaum mehr von Männchen zu unterscheiden sind. Wie in den U. ü. I. berichtet wurde, trat dieser Typus immer in Form von Individuen auf, die äußerlich völlig Männchen gleichen, aber auf ihren Flügeln oft sehr reichliche „Spritzer“ weiblicher Schuppen zeigten. Nunmehr erhielten wir auch in einigen Kombinationen

<sup>1)</sup> Leider ist keines der Räumchen in diesem Frühjahr geschlüpft, obwohl alle Eier normal entwickelte Räumchen enthielten. Sie waren wohl infolge des abnorm langen Winters zu schwach, die Schale zu durchbrechen.

(Berlin  $\times$  Gifu A und B, s. später) die Weibchenmännchen vom Haupttypus, d. h. mit ganz männlicher Flügelfärbung. Diese Individuen sind äußerlich auch für den Geübten kaum von Männchen zu unterscheiden, und sie wären vielleicht auch unserer Aufmerksamkeit entgangen, wenn nicht die Puppenhüllen die oben beschriebenen intersexuellen Charaktere gezeigt hätten, auf Grund derer die Puppen bereits gesondert wurden. Bei genauer Untersuchung zeigt sich natürlich der wahre Charakter dieser Tiere. Denn der Kopulationsapparat ist ein solcher, wie er früher für diesen Typ beschrieben wurde, und die Geschlechtsdrüse zeigt die charakteristischen Übergangsstadien vom Eierstock zum Hoden.

### 7. Die Flügelfärbung der Intersexe.

Wir müssen nochmals hier ausführlich auf dieses schwierigste aller Teilprobleme der Intersexualität zurückkommen, denn wir haben das Gefühl, daß seine Lösung von ganz besonderer Bedeutung für das entwicklungsphysiologische Verständnis der Vererbung wäre. Jede neue Tatsache, die diesem Ziel nähert führt, verdient aber Beachtung. Die bisher bekannten Tatsachen waren aber die: 1. Bei weiblicher Intersexualität ist in der Regel der Flügel schon von den niedersten Intersexualitätsstufen ab männlich gefärbt; die Körperfarbe geht dabei immer mit der Flügelfarbe. 2. Es gibt einen Typus weiblicher Intersexualität, der bisher stets nur bei Kreuzungen mit der Rasse Gifu I auftrat, bei dem mit fortschreitender Intersexualität sich Flecke männlicher Färbung mosaikartig ausbreiten, bis sie schließlich die weibliche Farbe ganz verdrängen. 3. Es gibt einen Typus höchster weiblicher Intersexualität, bei dem auf den männlichen Flügeln sich zahlreiche „Spritzer“ weiblicher Farbe finden. Solche Spritzer kommen aber auch gelegentlich bei einzelnen Individuen der niedersten Intersexualitätsstufen vor. 4. Bei männlicher Intersexualität findet sich stets nur der Mosaiktypus. 5. Beim Mosaiktypus ist die Anordnung der Mosaikflecken vollständig unsymmetrisch und regellos. Ihre Gesetzmäßigkeit besteht nur darin, daß für eine gegebene Intersexualitätsstufe ein bestimmtes Verhältnis weißer und pigmentierter Flächen charakteristisch ist. Ferner zeigen die pigmentierten Stellen eine solche Anordnung, wie sie erhalten würde, wenn eine gegebene Quantität Pigment in vom Zufall gelenkten Strömen sich aus dem Körper über die Flügel ergösse. Die Flügeladern wie die Zickzackbinden bilden dabei häufig die Grenze des Stromes. 6. Die Schuppenformen sind auf den weißen Stellen weiblich, auf den pigmentierten männlich. Auch das Flächenwachstum ist auf den weißen

Stellen ein anderes, nämlich stärkeres. Sie wölben sich daher bei größerer Ausdehnung vor und verhindern ein glattes Ausbreiten des Flügels.

Diese Tatsachen stellten nun folgendes Problem: Wenn die Flügel genau so sich verhielten wie jedes andere Organ, so müßten sie nach dem Drehpunkt als Ganzes die Charaktere des andern Geschlechts annehmen, wenn das physiologisch noch möglich ist. Der weibliche Haupttypus erfüllt in der Tat diese Erwartung, nicht aber der Gifutyp und die männliche Intersexualität. Da aber bei diesen alle anderen intersexuellen Umwandlungen ebenfalls auf Grundlage des Zeitgesetzes der Intersexualität verlaufen, so muß die Ausnahmestellung des Flügels auf besonderen Verhältnissen seiner Entwicklungsphysiologie beruhen. Wir glaubten diese Besonderheit in der Bereitstellung der Chromogenquantitäten erblicken zu müssen, wie in den U. ü. I. S. 170—178 ausgeführt ist, und versuchten eine Erklärung, die sich dem Zeitgesetz der Intersexualität eingliedert und das Mosaik der Flügelzeichnung als Scheinmosaik auffassen ließ.

Neue Befunde haben nun diese Erklärung unmöglich gemacht, denn sie zeigen, daß der gescheckte Flügel beim Gifutyp und bei den intersexuellen Männchen tatsächlich ein Mosaik aus weiblichen und männlichen Teilen darstellt. Diese Befunde — zu denen sich die eben aufgezählten früheren gesellen — sind: 1. Die bereits beschriebenen Tatsachen in bezug auf das Frenulum. Während dessen intersexuelle Umwandlung beim Haupttyp parallel dem Verhalten der Flügelform erfolgt, zeigt es beim Mosaiktyp den Charakter des Geschlechts, den die betreffende Flügelstelle auch sonst hat. Da für die morphologische Gestaltung des Frenulums Überlegungen, wie sie für die Flügelfarbe möglich erschienen, ausgeschlossen sind, so zeigen die Befunde, daß die betreffende Flügelstelle tatsächlich ein Stück weibliches oder männliches Mosaik darstellt. 2. Besonders wichtig ist eine Untersuchung über die Entwicklung der Flügelzeichnung intersexueller Männchen. Die normale Flügelentwicklung schreitet in der für andere Schmetterlinge beschriebenen Weise (s. Goldschmidt 1921) fort, indem die ganze Flügelfläche sich gleichmäßig entwickelt. Ganz zum Schluß tritt dann erst Farbe und Zeichnung auf. Im Flügel des intersexuellen Männchens sind aber die männlichen und weiblichen Bezirke schon vollständig abgegrenzt, bevor die Schuppenentwicklung beendet ist. Im frisch herauspräparierten Flügel zeigen die weiblichen und männlichen Bezirke eine verschiedene Art, das Licht zu reflektieren. Trocknet man dann aber

das Flügelchen aus, so erhält man das wichtige Bild, das in Fig. 1 Taf. 2 photographisch wiedergegeben ist. In den später weiblichen Flügelbezirken sind die Schuppen fest und füllen sich beim Austrocknen mit Luft, erscheinen also weiß. Sie haben bereits auch die weibliche Form. In den später männlichen Bezirken dagegen sind die Schuppen noch weich und blutgefüllt, fallen daher beim Austrocknen zusammen. Der weibliche Mosaikteil in einem solchen Präparat erscheint daher hoch erhaben. Das Entscheidende an diesem Befund ist natürlich die Differenz in der Differenzierungsgeschwindigkeit der weiblichen und männlichen Mosaikbezirke.

Wie ist nun auf Grund aller genannter Tatsachen eine Erklärung des intersexuellen Flügelmosaiks möglich? Ein jeder Versuch muß davon ausgehen, daß für diese intersexuellen Individuen das Zeitgesetz der Intersexualität für alle Organe außer der Flügelbeschuppung gilt. Während alle Organe ihre geschlechtliche Determination vom Drehpunkt an als Ganzes ändern, werden in der Flügelentwicklung nur Mosaikteile betroffen. Es wäre nun absurd, für den Flügel allein ein differentes Erklärungsprinzip zu suchen, etwa abnorme Verteilung der X-Chromosomen, besonders da ja auch der Mosaiktyp nur in bestimmten Fällen vorkommt, vielmehr muß die Besonderheit auf irgendeiner Eigenart der Entwicklungsphysiologie beruhen. Auf der Suche nach ihr müssen nun folgende Punkte berücksichtigt werden:

1. Da bei weiblicher Intersexualität der Mosaiktyp, soweit bisher bekannt, nur auftritt, wenn die Rasse Gifu I als Vater verwandt wurde, so müssen bestimmte Faktorenkombinationen des Bastards sein Auftreten bedingen.

2. Da der Mosaiktyp bei männlicher Intersexualität stets vorliegt, so könnte irgendeine bekannte Tatsache, die genetisch männliche von weiblicher Intersexualität unterscheidet, für die Erklärung von Bedeutung sein. Nur eine solche Tatsache ist bekannt, nämlich das Vorhandensein eines unabhängig mendelnden Faktors T, der in bestimmten Fällen mit der männlichen Intersexualität verknüpft ist (s. U. ü. I. S. 97).

3. Die relative Größe männlicher und weiblicher Mosaikbezirke ist genau proportional dem Maß der Intersexualität, wie es aus dem Gesamtbild des Körpers bestimmt ist. Daraus folgt, daß die relative Größe der Flecke (männliche bei weiblicher, weibliche bei männlicher Intersexualität) abhängig ist von der früheren oder späteren Lage des Drehpunktes.

4. Da die Quantität der Mosaikteile, die einer bestimmten Intersexualitätsstufe entspricht, keiner Regel in bezug auf die Lage auf den



vier Flügeln unterworfen ist, so muß die Ursache der Mosaikbildung alle vier Flügel als Einheit treffen.

5. Die Anordnung der Mosaikbezirke ist zwar scheinbar regellos, aber bei Betrachtung zahlreicher Individuen zeigt sich doch, daß insofern eine Regel besteht, als die Anordnung immer einem Bild entspricht, das entstehen würde, wenn von der Flügelwurzel aus in der Richtung der Adern ein Pigmentstrom bestimmter Quantität sich über den Flügel ergießt. Eine Erklärung der Ursache der Mosaikbildung muß sich also in Form eines derartigen Bildes ausdrücken lassen.

6. Adern und Zickzackbinden spielen eine Rolle als Grenzen der Mosaikflecken. Irgendeine entwicklungsgeschichtliche Beziehung zwischen beiden muß also bestehen.

7. Der Flügel ist ein selbstdifferenzierendes Organ. Denn Kopeć zeigte, daß bei Transplantation von Flügelanlagen auf Raupen des andern Geschlechts der Flügel seine geschlechtliche Determination beibehält. Dies zeigt sich auch in der Tatsache (wie oben erwähnt), daß die Mosaikteile ihr spezifisch geschlechtliches Wachstum und Differenzierungsgeschwindigkeit beibehalten. Dies schließt die Anteilnahme des Blutstromes, etwa durch mitgeführte Hormone, aus.

Wenn wir nun unter Berücksichtigung dieser Punkte einen Ausgangspunkt für eine Erklärung suchen, so ist er vielleicht in erster Linie in folgender Tatsache gegeben: Nach Eintritt des Drehpunktes nimmt beim Mosaiktyp nicht die ganze Fläche des Flügels den Charakter des andern Geschlechtes an, sondern ein je nach der zeitlichen Lage des Drehpunktes größerer (später Drehpunkt) oder kleinerer (früher Drehpunkt) Teil der Fläche vollendet seine Entwicklung gemäß dem ursprünglichen Geschlecht. Dies besagt mit anderen Worten, daß die Zellen des Teiles, der sich nicht mehr ändert, definitiv determiniert sind. Damit sind wir wieder bei den Determinierungspunkten angelangt, die uns schon bei der Antenne begegneten und die später nochmals besprochen werden sollen. Nun wissen wir jetzt durch Spemanns glänzende Experimente etwas sehr Wichtiges über diese Determinationspunkte. Spemann zeigte bekanntlich, daß zu Beginn der Gastrulation (beim Tritonei) ein Stück Ektoderm in einer gewissen Entfernung über dem Urmund noch so weit indifferent ist, daß es sowohl zur Medullarplatte als auch zur Epidermis werden kann, je nach dem Ort, an den es verpflanzt wird und dem Einfluß der Umgebung, unter den es dadurch gerät. Entnimmt man aber nun dem Keim im selben frühen Entwicklungsstadium ein Probestück ganz nahe über dem Urmund und ver-

pflanzt es ins Ektoderm eines andern Keimes, in den Bereich von dessen späterer Epidermis, so wird es nicht auch zu Epidermis sondern zur Medullarplatte. Es entwickelt sich also nicht ortsgemäß sondern herkunftsgemäß weiter. Demnach scheint ein solches Probestück nah über dem Urmund schon weiter in der Entwicklung fortgeschritten, schon fester determiniert zu sein als in größerer Entfernung vom Urmund; oder mit andern Worten, die „Determination scheint vom Urmund aus nach vorn fortzuschreiten“. An anderer Stelle spricht dann Spemann auch direkt von einem „Differenzierungsstrom“; wir wollen statt dessen in gleicher Bedeutung die Bezeichnung „Determinationsstrom“ benutzen.

Dieser Begriff scheint uns nun die vollständige Erklärung unseres Problems zu enthalten. Wir schließen: Für die Schuppenbildungszellen des Flügels gibt es zeitliche Determinationspunkte, nach deren Eintritt das Schicksal der Zelle, also auch ihre Entwicklung zu einer weiblichen oder männlichen Schuppe, festgelegt ist. Dieser Determinationspunkt tritt (wenigstens bei den Mosaiktypen s. später) nicht gleichzeitig auf der ganzen Flügelfläche ein, sondern schreitet von der Flügelbasis sich langsam über den ganzen Flügel ergießend als „Determinationsstrom“ vor. Wenn nun im Falle der Intersexualität der Drehpunkt eintritt, so werden alle Flügelteile, die der Determinationsstrom noch nicht erreicht hat, ihr Geschlecht wechseln, alle aber, die er schon erreicht hat, ihre einmal eingeschlagene, geschlechtliche Differenzierungsrichtung beibehalten. So ist das geschlechtliche Flügelmosaik nichts anderes als eine Art Farbenphotographie (bildlich gesprochen) des Determinationsstroms!

Wir müssen nun kurz diese Erklärung im Zusammenhang mit den vorher gegebenen tatsächlichen Voraussetzungen betrachten. Wenn wir die Serie intersexueller Männchen betrachten, so zeigt die Gesamtorganisation der höchsten Intersexualitätsstufen, daß für sie der Drehpunkt vor der Verpuppung liegt. Da sie aber auf den fast weiblichen Flügeln noch einige männliche Stellen, meist im Zusammenhang mit den Adern, zeigen, so muß der Determinationsstrom bereits in den Imaginalscheiben des Flügels in der Raupe begonnen haben. Das erscheint zunächst vielleicht erstaunlich, besonders im Hinblick auf die räumlichen Beziehungen zu den Adern, von denen bekannt ist, daß sie sich erst im Verlauf der Flügelentwicklung in der Puppe bilden. Tatsächlich

liegen aber die Verhältnisse für die Flügeladern genau so, wie es oben für die Antennenfiedern geschildert wurde; die den späteren Adern entsprechenden Zellreihen des zur Zeit der Verpuppung ausgestülpten, scheinbar undifferenzierten Flügelsacks müssen bereits differenziert sein: denn bei vielen Puppen kann man sogleich nach der Verpuppung auf der harten Chitinhülle des Flügels deutlich die späteren Adern als Reliefskulptur erkennen. Dabei mögen die Adern im konkreten Falle sich erst ein halbes Jahr später entwickeln. In Textfigur 14 ist diese wichtige Erscheinung von der Puppenhülle der Saturnide *Samia cecropia* wiedergegeben.

Wie die intersexuellen Flügel zeigen, fließt der Determinationsstrom nicht völlig gleichmäßig über die vier Flügel. Er mag etwa drei Flügel schon völlig bedeckt haben, aber den vierten noch nicht ganz usw. (Man werfe einen Blick auf die Abbildungen in U. ü. I.) Dies ist ja auch begreiflich, denn der Embryologe weiß, daß kleine Differenzen im Fortschreiten der Entwicklung zwischen den beiden Körperseiten oder segmentalen Organen häufig beobachtet werden. Allerdings ist im einzelnen die Art, wie der Strom sich über den Flügel zu verbreiten scheint, wohl etwas unerwartet. Denn er dringt nicht regelmäßig vor, sondern läuft so, wie wenn eine zähflüssige Masse in dünnen Strömen von der Flügelbasis ausginge und dann so vorfließt, wie es der zufällige Widerstand



Fig. 14. Puppe von *Samia cecropia* mit der Skulptur der Flügeladern, die im häutigen Flügel noch nicht differenziert sind.

und der Druck der nachkommenden Masse bedingt. Wenn man sich eine große Reihe intersexueller Flügel betrachtet, so kann man sich dem Eindruck nicht verschließen, daß der „Determinationsstrom“ nicht ein Gleichnis ist, sondern eine Realität darstellt. Zur Veranschaulichung seien in Textfigur 15 vier weitere stark intersexuelle Männchen abgebildet. Auch verweise ich auf die Figuren 57, 62, 63, 74 usw., Tafel 4 der U. ü. I.

Ein sehr bemerkenswerter Punkt ist die Beziehung des Determinationsstromes zu den Flügeladern und den Zickzackbinden. Wir hörten bereits, daß die Epithelzellen im Bereich der Flügeladern sich

frühzeitig von den übrigen unterscheiden. So ist es begreiflich, daß sie auch sozusagen Leitwege für den Strom darstellen. Was nun die Zickzackbinden betrifft, so zeigt die entwicklungsgeschichtliche Untersuchung, daß sie wie auch sonst das Flügelmuster der Schmetterlinge (s. Goldschmidt 1921) im Puppenflügel sichtbar werden, bevor irgendwelche Färbung auftritt, und zwar dadurch, daß an der Stelle der späteren Binden die Schuppen auf einem andern Entwicklungsstadium sich be-

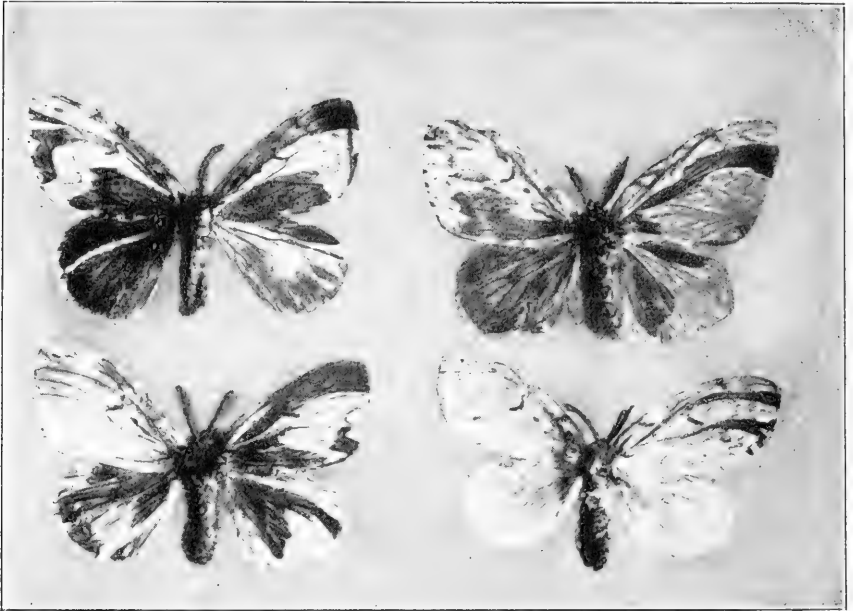


Fig. 15. Vier mittel-stark intersexuelle ♂.

finden und dadurch ganz anders aussehen. Dies macht dann begreiflich, daß der Determinationsstrom unter Umständen an dieser Stelle Halt macht.

Damit kommen wir nun zu der Frage, ob die Erklärung mittels des Determinationsstromes auch die auffallende Tatsache erklärt, daß nur bei den Gifu I-Kreuzungen und der männlichen Intersexualität der Mosaiktyp auftritt. Da ist zunächst einmal festzustellen, wodurch sich der Haupttyp vom Mosaiktyp unterscheidet. Beim Haupttyp, bei dem ja der ganze Flügel intersexueller Weibchen männlich gefärbt ist, ist, abgesehen von der Farbe, der Flügel bis in die höchsten Intersexualitätsstufen hinauf weiblich konstituiert, d. h. Flügelform, Frenulum und Beschuppung sind weiblich<sup>1)</sup> und werden erst bei den höchsten Inter-

sexualitätsstufen männlich. Daraus ist zu schließen, daß bei den betreffenden Bastardkombinationen die Flügel schon sehr früh determiniert werden. Da aber der sonst weibliche Flügel männliche Färbung annimmt, so muß man schließen, daß die Determination der Schuppenform nicht hindert, daß nach dem Drehpunkt männliches Pigment in die Schuppe gelagert wird. Da, wie die Mosaiktiere zeigen, männlich determinierte Schuppen auch nach dem Drehpunkt noch sich pigmentieren, so gelangt man zum Schluß, daß zwar die Pigmentbildung nach geschehener männlicher Determination nicht mehr unterdrückt werden kann, wohl aber umgekehrt der positive Vorgang der Pigmentierung auch in einer weiblichen Schuppe möglich ist. Dafür, daß dies wirklich die physiologische Situation ist, spricht die Tatsache, daß man in Kälteexperimenten die normalen weiblichen Flügelschuppen zu starker Pigmentierung bringen kann.

Wenn nun diese Überlegungen richtig sind, so bedeutet das, daß der entscheidende Unterschied zwischen Gifu- und Haupttypus der Zeitpunkt der Determination der Schuppenbildungszellen ist. Daß aber ein solcher Unterschied gerade bei verschiedenen Rassenkombinationen zutage tritt, ist nicht erstaunlich, denn wir wissen ja aus den Ergebnissen der Entwicklungsmechanik, daß gerade die Determinierungszeiten bei nahe verwandten Tiere sehr verschieden sein können. Und da wir für die Schwammspinnerrassen große Differenzen der Entwicklungsgeschwindigkeiten festgestellt haben, Differenzen, die sich auch auf den Unterschied der Entwicklungszeiten der Geschlechter erstrecken, so ist wohl eine tatsächliche Basis für unsere Annahme vorhanden.

Als letzte Schwierigkeit bleiben nun noch die in bestimmten Kombinationen auftretenden Mosaiktiere vom Typus mit den „Spritzern“ (s. die Abbildung eines extremen Falles, Taf. II, Fig. 36 der U. ü. I.). Wenn man eine Reihe von Flügeln dieser Art betrachtet, kommt man auf die Idee, daß sie vielleicht in folgender Weise ihre Erklärung finden: die weibliche Determination der Flügelanlagen ist eine sehr frühe, aber auch der Drehpunkt tritt sehr früh ein (es handelt sich um „Weibchenmännchen“), so früh, daß der Flügel noch ein beträchtliches Flächenwachstum durchzumachen hat. Die Gesamtheit der weiblichen „Spritzer“ wäre dann die Fläche des ursprünglich determinierten Flügels: die männliche Grundfläche des Flügels zwischen den Spritzern

<sup>1)</sup> Es sei hier richtiggestellt, daß durch einen Schreibfehler in den U. ü. I. gesagt ist, daß die Schuppen der weiblich-intersexuellen Flügel „praktisch männlich“ seien. Es sollte weiblich heißen.

stellte den Flächenzuwachs nach dem Drehpunkt dar. Leider wissen wir gar nichts über den Gang des Flächenwachstums bei der Flügelentwicklung, was allein eine Prüfung der Vorstellung ermöglichte.

### **8. Variabilität und Spezifität der Korrelationen; Determinationsmomente.**

Die intersexuellen Individuen zeigen in bezug auf das Maß der Intersexualität eine bestimmte Korrelation zwischen den einzelnen Organen. Sie kommt dadurch zustande, daß bei Eintritt des Drehpunktes die verschiedenen Organe einen verschiedenen Grad der Differenzierung erreicht haben, wie in den U. ü. I. näher ausgeführt ist. Bei dem Versuch nun, die im Einzelfall gezüchteten intersexuellen Individuen den Intersexualitätsklassen einzuordnen, zeigt es sich, daß die Korrelationen in bezug auf das Maß der Intersexualität einzelner Organe nicht etwas Starres sind, sondern einer gewissen Variabilität unterworfen sind oder richtiger gesagt, einer Spezifität bei den einzelnen Kreuzungen. Um ein Beispiel zu nennen: In einer Kreuzung der Rassen Kum  $\times$  Ogi (1920, 20) wurden intersexuelle Weibchen erhalten, die in allen Charakteren etwa der Beschreibung für mittlere Intersexualität genügten, nur die Form des Abdomens stimmte nicht, sie war nicht mehr weiblich sondern fast männlich. Dies traf aber für sämtliche Individuen der Zucht zu. Fig. 8 Taf. 2 zeigt photographisch solche Abdomina von der Ventralseite, verglichen mit normalem Männchen (links). Bei genauerer Betrachtung zeigt sich nun, daß eine solche Spezifität des Resultats sehr häufig ist und sich in den verschiedenartigsten Charakteren zeigen kann. Es ist wohl nicht nötig, jeden einzelnen derartigen Fall zu beschreiben, vielmehr mögen ein paar Beispiele genügen. Einige wurden ja auch schon in den U. ü. I. erwähnt, wie die Bezeichnungen Gifutyp, Aomorityp besagen. 1. In einer Zucht starker weiblicher Intersexualität zeigen sämtliche Individuen im Kopulationsapparat einen Uncus, der peripher noch zwei stumpfe Lappen trägt. (Ein weiblicher Einschlag.) Eigentlich sollte er eine rein männliche Spitze besitzen. 2. In einer stark intersexuellen Zucht vom Aomorityp sollten die Gonaden die mittleren Stufen der Umwandlung von Eierstock in Hoden zeigen. Sie sind aber alle schon völlig in Hoden umgewandelt. 3. Die intersexuellen Weibchen einer schwach bis mittelintersexuellen Zucht sollten nicht mehr kopulieren und fruchtbar sein. In einer Zucht aber kopulieren viele und sind einzelne fruchtbar. Diese Beispiele zeigen, daß die Spezifität stets darin besteht, daß der eine oder andere Charakter

in seiner intersexuellen Umwandlung vorangeht oder zurückbleibt. Das aber besagt, daß der betreffende Charakter eine andere Differenzierungsgeschwindigkeit als gewöhnlich hatte, also zur Zeit des Drehpunktes weiter oder weniger weit entwickelt war als typisch. Wie kommt dies? Die Antwort ergibt sich aus einer Untersuchung der zur Kreuzung verwendeten Rassen. Es zeigt sich nämlich, daß diese sich u. a. auch durch ihre Entwicklungsgeschwindigkeiten wie auch kleine Differenzen in bezug auf die zeitliche Differenzierung einzelner Organe unterscheiden<sup>1)</sup>. Da diese Merkmale erblich sind, so zeigen also auch die Bastarde je nach den zur Kreuzung verwendeten Rassen Verschiedenheiten; diese prägen sich dann in den intersexuellen Umwandlungen aus, die ja ein besonders feines Instrument darstellen, an dem sich die Differenzierungsgeschwindigkeiten ablesen lassen.

Aber noch etwas anderes dürfte bei diesen Spezifitäten mitspielen. Wir erwähnten bereits mehrfach den Begriff des Determinationspunktes, also eines Zeitpunktes der individuellen Entwicklung eines Organes, einer Zellgruppe, von dem ab ihr künftiges Schicksal determiniert ist. Nach Analogie mit aus der Entwicklungsmechanik bekannten Tatsachen ist wohl anzunehmen, daß die zeitliche Lage solcher Determinationspunkte bei den einzelnen Rassen ebenfalls spezifisch ist und vererbt wird. Dies gibt aber eine weitere Möglichkeit spezifischer Gestaltungen beim Bastard.

Anhangsweise sei schließlich auf Fig. 12 Taf. 2 hingewiesen. Sie stellt das schon fast weibliche Abdomen eines stark intersexuellen Männchens dar und ist hier reproduziert, weil in den U. ü. I. eine Abbildung dieses Zustandes fehlt.

## II. Temperaturversuche zum Intersexualitätsproblem.

In den U. ü. I. wurde gezeigt, daß die Verhältnisse der weiblichen Intersexualität sich graphisch so darstellen lassen, wie es in Textfig. 16 nochmals reproduziert ist. F ist die Kurve der Weiblichkeit bestimmenden Reaktion, Mm die der männlichen. Die Abszisse gibt die Entwicklungszeit wieder, die mit S — S ihren Abschluß findet. M<sub>1</sub>m usw. sind die Kurven der männlichen Reaktion bei Intersexualität; die Schnittpunkte der M-Kurven mit der F-Kurve stellen die Drehpunkte dar. In Textfig. 17 finden wir dann die Kurven wiedergegeben, die für die normale

---

<sup>1)</sup> Die umfangreichen Einzeldaten sollen erst im Zusammenhang mit unsern Untersuchungen über geographische Variation veröffentlicht werden.





Bei meinen Versuchen wurden Temperaturen von  $+1$  Grad und  $+8-9$  Grad angewandt und zwar wurden Puppen, die maximal 12 Stunden alt waren, verschiedene Zeitlang darin belassen<sup>1)</sup>. Dabei wurden nun die verschiedenartigsten Beeinflussungen von Schuppenform, Schuppenzahl und Flügelzeichnung erhalten, wie sie bereits durch Federley und Kosminsky wohlbekannt sind. Diese Dinge, die nichts mit der Intersexualität zu tun haben, seien aber nicht weiter beschrieben. Vielmehr interessieren uns nur die Verlängerungen der Antennenfiedern, die Körperfärbung und der Geschlechtsapparat. Wir bezeichnen im folgenden als Typ I der Antennen den des normalen Weibchens, Typ VI den des normalen Männchens und Typ II—V verschiedene Stufen der Fieder-

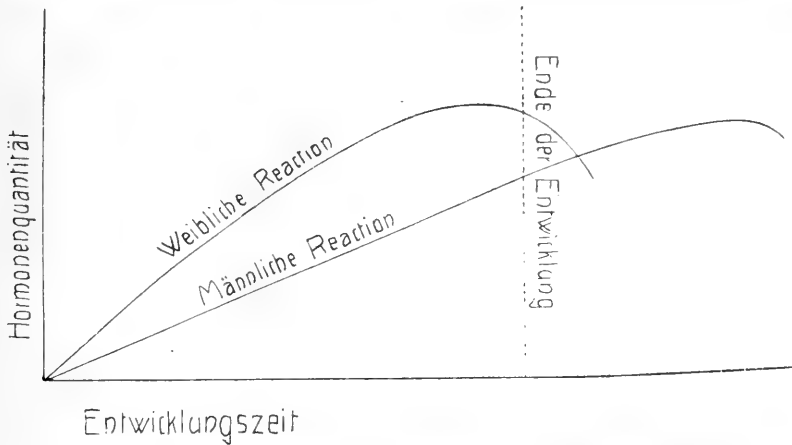


Fig. 17. Kurvenschema der normalen Geschlechtsbestimmung.

verlängerung, die in diesen Versuchen auftraten, bis zu dem Maximum, das in Fig. 14—17 Taf. 2 wiedergegeben ist.

### 1. Versuche bei 1 Grad.

Diese Versuche wurden nur in kleinem Maßstab ausgeführt, da sich bereits bei andersartigen Temperaturexperimenten an Schmetterlingen, die Herr Dr. Süffert in unserm Institut ausführt, gezeigt hatte,

<sup>1)</sup> Im Interesse der deutschen Fachgenossen, die sich die Anschaffung kostspieliger Einrichtungen für konstante Temperatur nicht mehr leisten können, bemerke ich, daß eine praktisch konstante Temperatur von  $+1^{\circ}$  erzielt wird, wenn die Objekte in einem Einmacheglas in eine Heizzelkiste gestellt und der Zwischenraum zwischen Glas und Blechwand täglich mit Eis gefüllt wird. Im heißesten Sommer zweimal füllen.  $8-9^{\circ}$  liefert der gewöhnliche Eisschrank.

daß bei dieser Temperatur in der Regel die Entwicklung praktisch stillsteht, um dann bei Erwärmung weiterzugehen. Die Versuche sind in der folgenden Tabelle zusammengestellt, wobei die Männchen, an denen keine Veränderungen festzustellen waren, weggelassen sind.

Rasse	Dauer der Exposition	Geschlecht	Anzahl	Entwicklungszeit nach Aufhören des Vers. in Tag.	Typ der Antennen	Bemerkungen
Kumamoto	4 Wochen	Weibchen	4	15—18 Tage	normal — II	
Gifu	4 Wochen	"	3	15—16 Tage	"	
Gifu	6 Wochen	"	1	22 Tage	II	
Aomori	4 Wochen	"	8	14—15 Tage	normal	Mehrere zeigt Antennenabnormitäten, die nichts mit Geschlecht zu tun haben.
Aomori	6 Wochen	"	4	19—25 Tage	normal — II	Können nicht mehr schlüpfen und werden aus der Puppenhülle geschält.

Die wenigen Versuche zeigen: 1. Ein längerer Aufenthalt im Eiskasten bei 1 Grad schädigt die Puppen so, daß sie nicht mehr auschlüpfen können, wenn sie auch sonst ihre Entwicklung vollenden. Puppen, die acht Wochen exponiert waren, gingen alle zugrunde. 2. Die Zeit, die die Puppen noch nach der Exposition zur Entwicklung brauchten, zeigt, daß während der Exposition die Entwicklung stillstand, ja sogar noch eine hemmende Nachwirkung vorlag. Denn die Durchschnittszahlen für die Puppenzeit der Weibchen bei gleichzeitigen Zuchten war: Kumamoto 14,2 Tage, Gifu 13,4 Tage, Aomori 15 Tage. Es ist unter diesen Umständen begreiflich, daß diese Exposition keinen nennenswerten Effekt hatte. 3. Bei diesen Versuchen zeigten die Antennen in der Regel gar keine Veränderung, nur bei einigen wenigen Individuen sind die Fiedern ganz leicht verlängert. Dagegen traten mehrfach wohlbekannte Abnormitäten an den Antennen auf, die darin bestehen, daß sich an Stelle der Fiedern breite Platten finden. Bei Männchen findet man öfters die Fiedern durch eine Membran ersetzt. Diese Abnormitäten sind Entwicklungshemmungen, deren Entstehungsweise ohne weiteres aus unserer Darstellung der Antennenentwicklung hervorgeht.

## 2. Versuche bei 8—9 Grad.

In diesen Versuchen wurden interessante positive Ergebnisse erzielt. Sie seien zunächst wieder in Tabellenform gegeben, wobei die Männchen fortgelassen werden (s. S. 179).

Rasse	Anzahl	Dauer der Exposition in Wochen	Entwicklungszeit nach Aufhören d. Versuchs in Tag.	Normale Puppenzeit in Tagen	Typ der Antennen	Flügel	Bemerkungen
Kumamoto	2	1½	?	14,2	normal	normal	
"	2	2½	?	"	"	dunklere Beschuppung von den Binden ausgehend	
"	3	4	11—12	"	III	dunklere Beschuppung zwischen Adern und am Flügelrand	Ein Individuum hat abnorm gefiederte Antennen. Antenne seitlich hellbeschuppt. Fiederreihen ungleich.
"	3	6	9—11	"	III—IV	Flügel grau	Ein Individuum vermag Flügel nicht mehr auszubreiten.
Gifu B	9	4	9—11	13,4	III—IV	dunkler beschuppt	Antennen seitlich weiß, Endborsten der Fiedern verlängert.
"	8	6	8—10	"	IV—V	4 Individ. grau, eines beinahe männl. gefärbt	
"	8	8	7	"	IV—V	grau — männlich, soweit an nicht ausgebreiteten Flügeln festzustellen	Schlüpfen schlecht.
"	9	10	5	"	V	desgl.	Nur eines schlüpft, die andern ausgeschält.
Aomori	8	1	?	15	normal	normal	Ein Individuum beginnt gerade Fiedern zu verlängern.
"	11	4	10—11	"	III—IV	?	Antennen wie Kumamoto 4 Wochen.
"	7	6	8—9	"	III—IV	?	Ein Individuum breitet Flügel nicht aus.
"	6	8	7	"	V	grau ?	Breiten Flügel nicht mehr aus. Fiederreihen der Antenne ungleich lang.
Delitzsch	12	2	—	16,3	normal—III	normal	
F <sub>1</sub> -Aomori	12	2½	—	—	normal	normal	
× Berlin	9	8	—	—	normal—II	?	

Die Tabelle lehrt uns folgendes:

1. Bei diesen Versuchen schreitet die Entwicklung in verlangsamtem Tempo fort, je länger die Puppen in der niederen Temperatur waren, um so kürzer ist die Zeit, nach der sie nach Aufhören der Abkühlung ausschlüpfen (s. die Zahlen für die Rasse Gifu.) Es ist damit Gelegenheit gegeben, während der Abkühlung verschiedene Differenzierungsprozesse, falls sie einen verschiedenen Temperaturkoeffizienten haben, differentiell zu beeinflussen.

2. Nennenswerte Schädigungen, die das Resultat beeinflussen könnten, traten erst nach längerer Einwirkung auf. Sie äußern sich zuerst darin, daß die geschlüpften Falter ihre Flügel nicht mehr ausbreiten können. Bei noch längerer Bewirkung entwickeln sich zwar die Falter zu Ende, sind aber nicht mehr imstande, die Puppenhülle zu verlassen. Bei den 6—8 Wochen abgekühlten Tieren, tritt nun noch eine Schädigung ein, die in der Tabelle nicht erwähnt ist, und zwar ist dies eine völlige Degeneration der Eier. Öffnet man solche Weibchen, so fallen aus der Leibeshöhle die acht Eischläuche als schlaffe Fäden heraus. Normalerweise sind sie ja mit den harten reifen Eiern so besetzt, daß sie den Körper prall anfüllen und ein Entwirren der einzelnen Perlschnüre, denen die Eiröhren gleichen, sehr schwierig ist. Auf Schnitten der degenerierten Eischläuche findet man nur noch deren epitheliale Wand und im Innern Detritusmassen als letzte Reste der Eier und Nährzellen. Diese Degeneration hat natürlich nichts mit Intersexualität zu tun, sondern ist eine direkte Kältewirkung.

3. Die deutlichsten Veränderungen zeigen sich an den Antennen. Denn die Zunahme von deren Fiederung geht in den extremen Stufen soweit wie bei mittlerer Intersexualität. Ein paar Typen sind auf Taf. 2 Fig. 14—17 abgebildet. Wie die Tabelle zeigte, beginnt erst nach etwa vierwöchiger Abkühlung die Antennenfiederung sich in der männlichen Richtung hin zu entwickeln. Sie steigt dann ganz typisch mit der Länge der Bewirkungszeit. In den Einzelheiten scheinen sich allerdings die einzelnen Rassen verschieden zu verhalten, soweit das nicht sehr große Material Schlüsse erlaubt. So war bei der Rasse Delitzsch schon nach zwei Wochen eine deutliche Reaktion zu bemerken, wie sie sonst erst nach vier Wochen eintrat. Besonders bemerkenswert ist aber, daß bei dem Bastard Aomori ♀ × Berlin ♂ noch nach acht Wochen Exposition die Antennen meist unverändert blieben. Diese Kombination wurde deshalb gewählt, weil sie nach unseren früheren Ergebnissen eine besonders starke Spannung zwischen F und M zugunsten F zeigt, also

besonders schwer zu weiblicher Intersexualität zu bringen sein sollte. Es dürfte wohl kein Zufall sein, daß gerade sie das abweichende Resultat ergab.

4. Was die Flügel betrifft, so ist ihre zunehmende Verdunkelung in den Versuchen eklatant, und einige der dunkelsten Individuen ähneln schon in ihrer Farbe den zugehörigen Männchen. Allerdings ist die Farbe doch nicht so völlig männlich wie bei richtigen Intersexen. Vielleicht ist das bei den am längsten exponierten Individuen der Fall. Die Entscheidung ist aber eine sehr schwierige, weil hier die Flügel niemals ausgebreitet und auch stets schlecht beschuppt sind. Sie machen allerdings einen sehr dunklen Eindruck. Von der Beschuppung Einzelheiten zu berichten, erscheint uns überflüssig, denn Schuppenform und -zahl wird von der Kälte so sichtlich in pathologischer Richtung beeinflusst, daß sie nicht gut zu Schlüssen für unser Problem herangezogen werden können.

Es erhebt sich nun die Frage, ob diese Befunde als eine Bestätigung unserer Erwartung aufgefaßt werden können, daß durch Verlängerung der Entwicklungsdauer bei gleichzeitiger nicht proportionaler Veränderung der Kurven der geschlechtsbestimmenden Reaktionen Intersexualität erzielt werden kann. Sicherlich spricht das Verhalten der weiblichen Antennen und der Flügelfärbung sehr für unsere Annahme und erhält noch eine weitere Stütze durch den abweichenden Befund bei der Kreuzung  $Ao \times$  Berlin. Trotzdem aber ziehen wir es vor, uns vor der Hand noch vorsichtig auszudrücken. Denn die Möglichkeit ist nicht von der Hand zu weisen, daß die Veränderungen, die in männlicher Richtung stattfinden, direkte entwicklungs-physiologische Konsequenzen des Experiments sind, die gar nichts mit der Geschlechtsdifferenzierung zu tun haben. Es dürfte sehr schwer sein, eine solche Alternative in den Versuchen auszuschließen. Ich selbst würde die Entscheidung zugunsten der Intersexualität für gefallen erachten, wenn intersexuelle Umwandlungen am Kopulationsapparat zur Beobachtung kämen. Das ist aber bisher nicht der Fall, und so beschränke ich mich darauf zu sagen, daß ich dazu neige, die Versuchsergebnisse als positiv anzusehen.

Auf folgendem Wege ließe sich die Wahrscheinlichkeit einer solchen Interpretation beträchtlich erhöhen: Wenn die Überlegungen, die wir eben an Hand unseres Kurvenschemas anstellen, richtig sind, so muß es ja auf gleichem Wege gelingen, den Grad der Intersexualität nach oben zu verschieben. Wir stellten nur einen einzigen solchen Versuch bisher im Sommer 1920 an und zwar hatten wir diesen Versuch so an-

geordnet, daß die Raupen schon im Eisschrank aufgezogen wurden. Leider überlebte nur ein einziges Weibchen den Versuch. Während im Kontrollversuch nur stark intersexuelle Weibchen erhalten wurden, war dies eine Individuum ein Weibchenmännchen. Dies ermuntert dazu, die Versuche in größerem Maßstabe aufzunehmen.

Noch ein Punkt muß erwähnt werden. Bei Temperaturexperimenten an Schmetterlingen wurde oft festgestellt, daß es bald nach der Verpuppung eine kritische Zeit gibt, in der allein die Temperaturen wirksam sind. Es war für unsere Interpretation von Wichtigkeit, ob in den genannten Versuchen auch etwas derartiges vorliegt. Ein positives Ergebnis würde ja dafür sprechen, daß die ganzen Veränderungen nichts mit Intersexualität zu tun haben. Es wurden deshalb in diesem Jahre je acht weibliche Puppen der Rasse Gifu, deren Verpuppungszeit = Abwerfen der Raupenhaut genau bekannt war, zu verschiedenen Zeiten in den Eisschrank gebracht, nämlich: 1. von der Verpuppung bis zur 24. Stunde. 2. von der 12. Stunde nach der Verpuppung bis zur 60. Stunde. 3. von der 24. Stunde bis zur 48. Stunde. 4. von der 60. bis zur 108. Stunde. 5. von der 108. bis zur 156. Stunde. 6. von der 156. Stunde bis zur 204. Stunde. 7. von der 204. Stunde bis zur 252. Stunde. Aus allen diesen Puppen schlüpfen nach der richtigen Zeit völlig normale Weibchen.

### III. Weitere Zuchtergebnisse.

#### 1. Über eine Mutation der Valenz des Faktors M.

Im Laufe der Jahre traten in unseren Zuchten eine Anzahl Mutationen an Raupenzeichnung, Kopfanhängen, Antennenfarbe, Flügelzeichnung usw. auf, über die gelegentlich einmal berichtet werden soll. Von besonderem Interesse erscheint aber eine Mutation, die die Valenz des Geschlechtsfaktors M betrifft. Unsere Rasse Aomori ist eine besonders starke Rasse. Sie lieferte als solche stets, wenn mit Weibchen einer schwachen Rasse gekreuzt, intersexuelle Nachkommenschaft und zwar mit Weibchen Kumamoto starke weibliche Intersexualität, mit deutschem Weibchen oder solchem von Hokkaido Geschlechtsumwandlung. Im Jahre 1920 ergab unerwarteter Weise eine solche Kombination ein abweichendes Resultat, nämlich:

1920, 22 Kumamoto mal Aomori 54 Männchen, 29 normale Weibchen, 20 intersexuelle Weibchen.

Dies von der Erwartung abweichende Resultat ließ zwei Erklärungsmöglichkeiten zu: Entweder war in der Rasse Aomori eine Mutation der Valenz des Faktors M aufgetreten, die ihn aus einem „starken“ in einen „schwachen“ Zustand brachte, und der Vater dieser Zucht war heterozygot (stark-schwach). Oder aber die Hälfte der Eier der Kumamoto-Mutter waren in ihrem Faktor F derart verändert, daß dieser sich in einem quantitativen Zustand wie bei einer starken Rasse befand. Daß die erste Annahme das richtige traf, wird durch folgende Tatsachen bewiesen:

1. Im gleichen Jahr 1920 war noch eine zweite Kreuzung mit einem Aomori-Männchen, einem Bruder des anderen, ausgeführt worden, nämlich Berlin mal Aomori, die nur Männchen hätte liefern sollen. Die schlecht gediehene Zucht (1920, 18) ergab aber 3 Weibchen, 7 Männchen. Wenn sich daraus auch nicht entscheiden läßt, ob der Vater heterozygot stark-schwach war, so müßte er immerhin wenigstens einen schwachen Faktor M besessen haben. (Die Annahme, daß die Mutter aus der Rasse Berlin ebenso verändert sei wie die Mutter aus der Rasse Kumamoto, hätte ja zu wenig Wahrscheinlichkeit für sich).

2. Daß die Veränderung nicht in den Eiern der Mutter aus der Rasse Kumamoto gelegen hatte, geht aus folgender Probe hervor: Eines der normalen Weibchen der Zucht 1920, 22 wurde mit einem Männchen der Rasse Gifu A gekreuzt. (Andere ähnliche Kombinationen starben leider aus; die Rasse Kumamoto selbst ging im gleichen Jahre nach 7 jähriger Inzucht zugrunde). Wenn F der Rasse Kumamoto nicht verändert war, so dürften aus dieser Kombination nur mittelstark intersexuelle Weibchen hervorgehen, was auch der Fall war, nämlich:

1921, 45 (Kum mal Ao) mal Gifu A 12 ♀ I. 13 ♂.

3. Wenn nur wenige Individuen der Rasse Aomori 1919 stark-schwach heterozygot geworden waren, ist die Wahrscheinlichkeit eine große, daß in der durch Inzucht gewonnenen Nachkommenschaft 1920 die Männchen wieder zwei normal starke Faktoren M besitzen. Daß dies der Fall ist, geht daraus hervor, daß die Kreuzungen dieser Aomormännchen mit schwachen Rassen wieder das erwartete Resultat ergeben, nämlich Geschlechtsumwandlung:

1921, 29 Delitzsch mal Aomori	24 Männchen
1921, 80 Hok mal Ao . . .	33 Männchen, ein „Extraweibchen“
1921, 83 Del mal Ao . . .	163 Männchen
1921, 84 Del mal Ao . . .	51 Männchen.

4. Daß die Rasse Aomori in ihrer übrigen Erbkonstitution, soweit sie mit der Geschlechtsbestimmung zusammenhängt, sich nicht verändert hatte, geht aus dem Verhalten der reziproken Kreuzungen hervor. Aomori ♀ mal schwaches Männchen muß ja in F<sub>1</sub> normale Nachkommen-schaft ergeben und in F<sub>2</sub> ungefähr ein achtel intersexuelle Männchen. Das war der Fall, nämlich:

1920, 19 F<sub>1</sub> Ao mal Berlin. . . 39 Weibchen, 50 Männchen,

1921, 8 F<sub>2</sub> hieraus (Ao mal Berlin)<sup>2</sup> 117 Weibchen, 82 Männchen 12 ♂ I.

Es dürfte somit bei einigen Männchen der Rasse Aomori 1919 eine Mutation aufgetreten sein, die einen Faktor M von einem „starken“ in den „schwachen“ Zustand übergehen ließ. Diese Mutation hat auch ein allgemein genetisches Interesse: stark und schwach sind die Endglieder einer Reihe von Zuständen des Faktors M, die als multiple Allelomorphe bezeichnet werden müssen. Die eingetretene Mutation führt also mit einem Sprung unter Übergehung der Zwischenglieder von einem Extrem zum andern. Solche Fälle sind bei *Drosophila* von Bridges und Muller beschrieben worden und gegen die quantitative Auffassung der multiplen Allelomorphe ins Feld geführt worden. Ich habe dagegen schon an anderer Stelle Stellung genommen (Goldschmidt 1921); der hier mitgeteilte Befund bestärkt mich in den dort ausgeführten Anschauungen.

## 2. Konstanz und Variationsbreite der Resultate.

In den U. ü. I. waren für die meisten Kombinationen eine mehr oder minder große Zahl von Einzelzuchten gegeben. Um aber die Resultate auf völlig sicheren Boden zu stellen, erschien es wünschenswert, einmal Rassen, die seit mehreren Jahren nicht mehr gekreuzt wurden, wieder zu verwenden, um zu sehen, ob sie das alte Resultat noch ergeben, andererseits wurden mehrere Zuchten der gleichen Kategorie ausgeführt, um die Variationsbreite im Resultat festzustellen.

### a) Kombinationen, die Geschlechtsumwandlung ergeben.

Als solche hatten sich erwiesen alle Kreuzungen von deutschen ♀ und solchen der Rassen Hokkaido, mit ♂♂ der starken japanischen Rassen. Dies Resultat erwies sich in allen Fällen als völlig konstant. Dagegen zeigte es sich, daß sich die Rasse Berlin von anderen deutschen Rassen abweichend verhielt, sie wird gesondert besprochen werden. Die folgende Tabelle gibt das Material und bedarf keiner weiteren Erklärung.



Bezeichnung	Kreuzung	♂	♀
1921, 18	Hok mal Gifu B	47	
1921, 20	Hok mal Ogi	25	
1921, 20 A	"	15	
1921, 20 B	"	28	
1921, 80	Hok mal Ao	33	1
1921, 25	Delitzsch mal Gifu A	157	
1921, 25 B	"	19	
1921, 47	"	43	
1921, 48	"	71	
1921, 26	Del mal Gifu B	4	
1921, 26 A	"	54	
1921, 26 B	"	50	
1921, 26 C	"	53	
1921, 49	"	20	
1921, 28	Del mal Ogi	145	
1921, 28 A	"	67	
1921, 50	"	148	
1921, 51	"	77	
1921, 29	Del mal Ao	24	
1921, 83	"	163	
1921, 84	"	51	
1921		1294 Männchen	1 Weibchen

b) Kombinationen, die normale weibliche Nachkommen-  
schaft ergeben.

Von diesen Kombinationen, also vor allem der reziproken  $F_1$  und  $F_2$ — $F_n$  hieraus, ebenso wie Kreuzungen zwischen schwachen Rassen und Reinzuchten der Rassen, liegen zahlreiche neue Zuchten vor, die alle das typische Resultat ergaben. Ihre Aufzählung in Tabellenform kann wohl erspart werden. Es handelt sich allein im letzten Jahr um 74 Einzelzuchten mit vielen Tausenden von Individuen<sup>1)</sup>.

c) Die Kreuzungen der Rasse Berlin.

In den U. ü. I. finden sich zwei Kreuzungen verzeichnet (XB 12 und XB 9), in denen Weibchen der Rasse Berlin mit Männchen der

<sup>1)</sup> Herr Dr. Machida in Tokyo war so liebenswürdig, mir wieder seine Protokolle der letzten Jahre zur Verfügung zu stellen, die sich auf alle möglichen Kombinationen der Rasse Hokkaido und Tokyo beziehen. Unter den 173 Zuchten mit vielen Tausenden von Individuen findet sich kein Resultat, das nicht typisch wäre. Also auch hier volle Konstanz der Ergebnisse.

Rasse Ogi und Aomori völlige Geschlechtsumkehr lieferten, wie dies auch alle andern deutschen Rassen tun. Im Jahre 1921 ergaben nun die Kreuzungen mit der Rasse Berlin ein anderes Resultat. Mit den neuen Rassen Gifu A und B, die mit Delitzsch und Hokkaido die Geschlechtsumkehr ergaben, lieferten Berlin ♀ eine Nachkommenschaft, die neben Männchen höchstgradig intersexuelle Weibchen enthielt, die kaum von Männchen zu unterscheiden waren und nur, wie schon oben erwähnt, dadurch die Aufmerksamkeit auf sich lenkten, daß die Strukturen der Puppenhülle intersexuell waren:

1921, 21 Berlin mal Gifu A 39 ♂ 21 Weibchenmännchen

1921, 22 Berlin mal Gifu B 40 ♂ 34 „

Nun wäre dieses Resultat nicht so erstaunlich angesichts der Tatsache, daß auch sonst in den Geschlechtsumwandlungszuchten ein Fluktuieren nach der Richtung der höchstgradigen Intersexualität beobachtet würde. (S. U. ü. I. p. 23). Und außerdem hatten wir auch schon früher eine Kombination Berlin mal Gifu II mit ähnlichem Resultat erhalten (U. ü. I. p. 20). Dazu kommt, daß ja ohnedies die Rasse Gifu sich stets als die schwächste unter den starken erweist, was unser Resultat verständlich macht. Unter allen Umständen sollte dann Berlin ♀ mit Ogi ♂ (auch Aomori ♂) nur Männchen liefern. Von 3 Zuchten dieser Art ergaben im Jahre 1921 dann auch zwei das Erwartete, nämlich:

1921, 23 Berlin mal Ogi . 144 Männchen

1921, 23 B Berlin mal Ogi 20 Männchen

Eine Zucht dagegen verhielt sich abweichend, indem sie Männchen und mittelstark-intersexuelle Weibchen lieferte, nämlich:

1921, 23 A Berlin mal Ogi 57 Männchen, 64 Weibchen, mittel I.

Was bedeutet dies nun? Da die Weibchen der Rasse Berlin mit Männchen von drei Rassen Gifu (II, A, B) höchstgradige Intersexualität ergeben, während andere deutsche Weibchen (Delitzsch), ebenso solche von Fiume oder Hokkaido nur Männchen lieferten (Geschlechtsumwandlung), so folgt, daß der Faktor F der Rasse Berlin etwas stärker ist als der der andern Rassen. Unter diesen Umständen dürfte das abweichende Resultat von 1921, 23 A dadurch zustande gekommen sein, daß zufällig ein Plus-abweicherweibchen in bezug auf die Stärke von F mit einem Minus-abweichermännchen in bezug auf die Stärke von M die Eltern der Zucht waren.

#### d) Prüfung neuer Rassen.

In den beiden letzten Jahren wurden einige neue Rassen auf ihr genetisches Verhalten geprüft. Durch die Güte von Prof. Ishikawa in

Tokyo, dem ich auch an dieser Stelle danken möchte, erhielt ich bereits im Winter 1919/20 als Ersatz für ausgestorbene Rassen frisches Material von Kumamoto und zwei Lokalitäten des Bezirks Gifu. Sie seien als Kum A und Gif A und B bezeichnet. Die beiden Rassen Gifu verhalten sich so wie unsere früheren Rassen Gifu II, d. h. es sind starke Rassen, aber schwächer als Ogi und Aomori. Wie bereits vorher mitgeteilt, ergeben ihre Männchen mit Weibchen von Hokkaido oder Delitzsch nur männliche Nachkommenschaft, mit Berlin Weibchen aber höchstgradige Intersexualität. Die reziproken Kreuzungen sind wie erwartet normal. Während so die Rasse Gifu nichts Neues bot, bereitete das neue Material von Kumamoto eine Überraschung. Während unsere alte Rasse Kumamoto die stärkste schwache Rasse darstellte, also mit den starken Männchen intersexuelle Weibchen erzeugte, war die neue Rasse Kumamoto A weder stark noch schwach; weder ergaben ihre Weibchen mit starken Männchen Intersexualität, noch ergaben ihre Männchen mit schwachen Weibchen Intersexualität, wie die Tabelle zeigt:

Bezeichnung	Kreuzung	♀	♂
1921, 13	Kum × Gifu A	3	11
1921, 14	Kum A × Gifu B	—	4
1921, 14 A	" "	2	7
1921, 14 B	" "	2	1
1921, 14 C	" "	1	2
1921, 15	Kum A × Ogi	14	16
1921, 15 A	" "	50	87
1921, 15 B	" "	6	28
1921, 15 C	" "	17	48
1921, 16	Kum A × Delitzsch	43	60
1921, 17	Kum A × Tessin	9	19
1921, 79	Kum A × Ao	6	22
1921, 7	Kum A × (Kum × Ao)	6	18

(Es ist zu dieser Tabelle zu bemerken, daß die niederen Weibchenzahlen auf selektive Elimination zurückzuführen sind. Die Rasse Kum A zeichnete sich durch große Suszeptibilität aus für Flacherie und ist tatsächlich bereits daran ausgestorben. Wie in den U. ü. I. ausgeführt, werden davon die Weibchen stärker betroffen). Auf Grund dieser Resultate müssen wir annehmen, daß diese Rasse Kum A gerade den Grenzwert von F besitzt, der zwischen stark und schwach liegt. Der Nachweis könnte gebracht werden, wenn sehr viele Kreuzungen Kum A

mal Ao aufgezogen würden. Darunter sollte dann gelegentlich schwache Intersexualität auftreten. Das Aussterben der Rasse verhindert die Prüfung. Warum dieses Kumamoto-Material sich anders verhält als unser früheres, vermag ich nicht zu sagen. Die Frage ist ein Teil des Problems der geographischen Variation, auf das ich später einmal zurückzukommen hoffe.

Eine weitere interessante neue Rasse erhielt ich durch die Güte des bekannten Entomologen Dr. E. Fischer in Zürich. Sie stammt aus dem Kanton Tessin, aber leider kann ich nicht den genauen Fundort feststellen, so daß ich nicht weiß, ob es eine Höhenform ist oder ob sie als südliche Form anzusprechen ist. Diese Rasse Tessin erwies sich als eine relativ starke unter den schwachen Formen und zwar steht sie darin der Rasse Massachusetts nahe; auch der Rasse Kumamoto, die sie uns daher vielleicht in weiteren Experimenten ersetzen kann. Ihre Weibchen müssen also mit „starken“ Männchen weibliche Intersexualität liefern und alle Kombinationen mit Tessin-Männchen, wie auch Kreuzungen mit schwachen Rassen müssen normale Nachkommenschaft erzeugen. Die folgende Tabelle gibt die Resultate:

Bezeichnung	Kombination	♀	♀ I.	♂	Bemerkungen
1921, 31 A	Tess × Gif A	—	9	27	{ ♀ schwach-mittel intersexuell, einige Minusindivid. kopulieren, eines legt Eier (s. Fig. 7 Tafel 2).
1921, 32	Tess × Gif B	—	16	23	
1921, 32 A	" "	—	12	15	
1921, 34 A	Tess × Ogi	—	61	62	{ ♀ schwach-mittel intersexuell.
1921, 34	" "	—	19	33	
1921, 38	Gif A × Tessin	36	—	47	
1921, 41	Gif B × Tess	63	—	103	
1921, 43	Ogi × Tessin	59	—	52	
1921, 17	Kum A × Tessin	9	—	19	
1921, 33	Tess × Hokk	16	—	7	

Auf Grund dieser Befunde wäre es sehr wünschenswert, alle süd-europäischen Rassen nun einmal zu analysieren.

## Zitierte Literatur.

- Federley, H., 1905, Lepidopterologische Temperaturexperimente mit besonderer Berücksichtigung der Flügelschuppen. Festschrift für Palmén, Helsingfors.
- Goldschmidt, R., 1920a, Untersuchungen über Intersexualität. Zeitschr. f. ind. Abst.-u. Vererbgs. 23.
- 1920b, Die quantitativen Grundlagen von Vererbung und Artbildung. Roux's Aufsätze und Vorträge für Entwicklungsmechanik.
- 1920c, Untersuchungen zur Entwicklungsphysiologie des Flügelmusters der Schmetterlinge. Arch. f. Entwicklungsmechanik. 47.
- 1921, Zur quantitativen Auffassung multipler Allelomorphe. Zeitschr. f. ind. Abst.-u. Vererbgs. 26.
- Harrison, R. G., 1918, Experiments on the development of the fore limb of *Amblystoma*. Journal of exp. Zoology. 25.
- Kopeć, S., 1917, Experiments on metamorphosis of insects. Bull. Acad. Scie. Cracovie. Série B.
- Kosminsky, P., 1909, Einwirkung äußerer Einflüsse auf Schmetterlinge. Zool. Jahrbücher. (Syst.) 27.
- Muller, H. J., 1920. Further changes in the white-eye series of *Drosophila*. Journal of exp. Zoology. 31.
- Spemann, H., 1916. Über Transplantationen an Amphibienembryonen im Gastrulastadium. Sitzungsber. der Ges. naturf. Freunde in Berlin.
- 1919, Experimentelle Forschungen zum Determinations- und Individualitätsproblem. Die Naturwissenschaften. 1919. Heft 32.

## Erklärung zu Tafel 2.

- Fig. 1. Junge Puppenflügel eines intersexuellen Männchens. Vergrößertes Trockenpräparat.
- Fig. 2—5. Hinterenden der Puppenhüllen höchstgradig intersexueller Weibchen von der Ventralseite gesehen. (Nr. 3 von halbrechts.)
- Fig. 6. Intersexuelles Weibchen in Copula.
- Fig. 7. Intersexuelles Weibchen bei der Eiablage.
- Fig. 8. Links normales Männchen, rechts höchstgradig intersexuelles Weibchen; Abdomina von der Ventralseite.
- Fig. 9. Ende des Abdomens eines ähnlichen intersexuellen Weibchens mit dem intersexuellen Kopulationsapparat. Vergrößert.
- Fig. 10. Das ca. sechsfach vergrößerte, rudimentäre Eigelege des in Fig. 7 dargestellten intersexuellen Weibchens.
- Fig. 11. Zum Vergleich normaler Eischwamm in natürlicher Größe.
- Fig. 12. Abdomen eines stark intersexuellen Männchens von der Ventralseite. Vergrößert.
- Fig. 13. Abdomen eines hochgradig intersexuellen Weibchens von der Ventralseite mit paarigem Organ (Bursa?).
- Fig. 14—17. Gefiederte Antennen von Weibchen aus Kälteexperimenten.

## Kleinere Mitteilungen.

### Eine polymorphe F<sub>1</sub>-Generation aus der Kreuzung von *Phaseolus vulgaris* und *Phaseolus multiflorus*.

Von J. C. Th. Uphof.

(Eingegangen 11. Oktober 1921.)

Im Jahre 1907 zeigte zuerst Hugo de Vries<sup>1)</sup>, daß aus der Kreuzung von zwei verschiedenartigen, aber jeweils in sich konstanten Sippen von *Oenothera* in der F<sub>1</sub>-Generation mehrere Kategorien von Individuen auftreten.

Diese Zwillingsbastarde und ähnliche Erscheinungen bei *Oenothera* sind seither sehr ausführlich weiter bearbeitet worden und auch schon weitgehend geklärt worden.

Weiterhin haben auch H. J. Webber und W. T. Swingle<sup>2)</sup> aus der Kreuzung von *Citrus Aurantium sinensis* mit *Citrus trifoliata* eine polymorphe F<sub>1</sub>-Generation erhalten. Hier liegt die Ursache aber wahrscheinlich darin, daß die Ausgangsrassen nicht homozygotisch waren.

Sehr eigenartige und in die Augen fallende Unterschiede zwischen den F<sub>1</sub>-Individuen fand ich nun weiterhin bei der Kreuzung von *Phaseolus vulgaris* und *Phaseolus multiflorus*. Die benutzten Ausgangssippen waren jeweils reine Linien und deshalb für solche Versuche sehr geeignet.

Wenn *Phaseolus vulgaris* als Mutterpflanze verwendet wurde, gelangten immer eine große Zahl von Samen zur Entwicklung. Die reziproke Kreuzung dagegen ergab in beiden Versuchen keinen Samenansatz. Die ersten Versuche wurden 1919 ausgeführt und im Jahre 1920 wurde der Versuch mit größerer Individuenzahl in Holland noch einmal wiederholt.

Die folgenden Kreuzungen wurden mit Erfolg ausgeführt:

- |  |   |
|--|---|
| 1. <i>Phaseolus vulgaris</i> , braune Stockbohne | × <i>Phaseolus multiflorus</i> rotblütig  |
| 2. <i>Phaseolus vulgaris</i> Chevrier            | × <i>Phaseolus multiflorus</i> rotblütig  |
| 3. <i>Phaseolus vulgaris</i> Van Celst           | × <i>Phaseolus multiflorus</i> weißblütig |
| 4. <i>Phaseolus vulgaris</i> Van Celst           | × <i>Phaseolus multiflorus</i> rotblütig  |

<sup>1)</sup> Hugo de Vries. On Twin Hybrids. Bot. Gaz. 1907.

<sup>2)</sup> W. T. Swingle. Variation in first generation hybrids (imperfect dominance) its possible explanation through zygotaxis. IV. Conf. Internat. de Genetique. Paris 1913.

Aus allen Kreuzungen wurde eine genügende Anzahl Samen geerntet. Sie wurden im Jahre 1920 in kleinen Töpfchen in einem Gewächshaus ausgesät, die Samen aus dem Jahre 1920 wurden im Jahre 1921 direkt ins freie Land ausgesät.



Fig. 1. Eine polymorphe  $F_1$  aus *Phaseolus vulgaris* braune Stockbohne  $\times$  *Phaseolus multiflorus* rotblumig. Ganz links eine fruchtbare Zwergpflanze, rechts davon eine 5 m lange absolut unfruchtbare Riesenpflanze. Beide Pflanzen aus Samen der gleichen Frucht.

Während der weiteren Entwicklung zeigten die  $F_1$ -Pflanzen dann eine so große Verschiedenheit, daß hier bloße Ernährungsmodifikationen und dergleichen zur Erklärung nicht genügen.

Ein Teil der Pflanzen waren Zwerge mit kleinen Blättern, andere waren ausgesprochene Riesenformen und waren äußerlich in ihrem Habitus

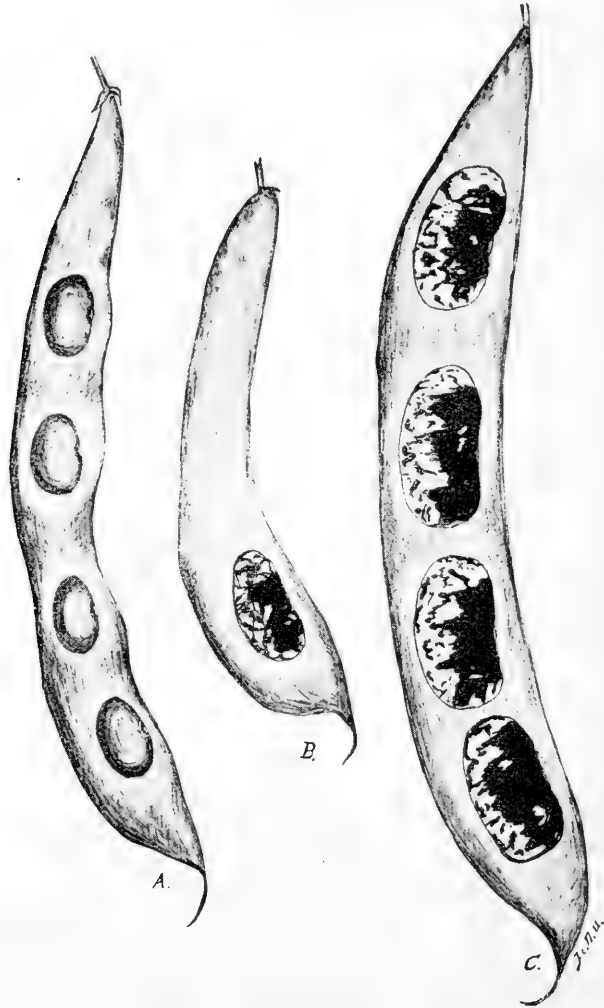


Fig. 2. A. Frucht mit Samen von *Phaseolus vulgaris* braune Stockbohne, C. von *Phaseolus multiflorus* rotblumig. B. Typische Frucht und Samen einer F<sub>1</sub>-Generation zwischen A. und C. Etwa  $\frac{2}{3}$  der natürl. Größe.

*Phaseolus multiflorus* sehr ähnlich. Außer Zwergen und Riesen traten auch Individuen mit runden dicken, ganz dunkelgrünen Blättern auf. Der Ausdruck „polymorphe F<sub>1</sub>-Generation“ ist hier also unbedingt gerechtfertigt.



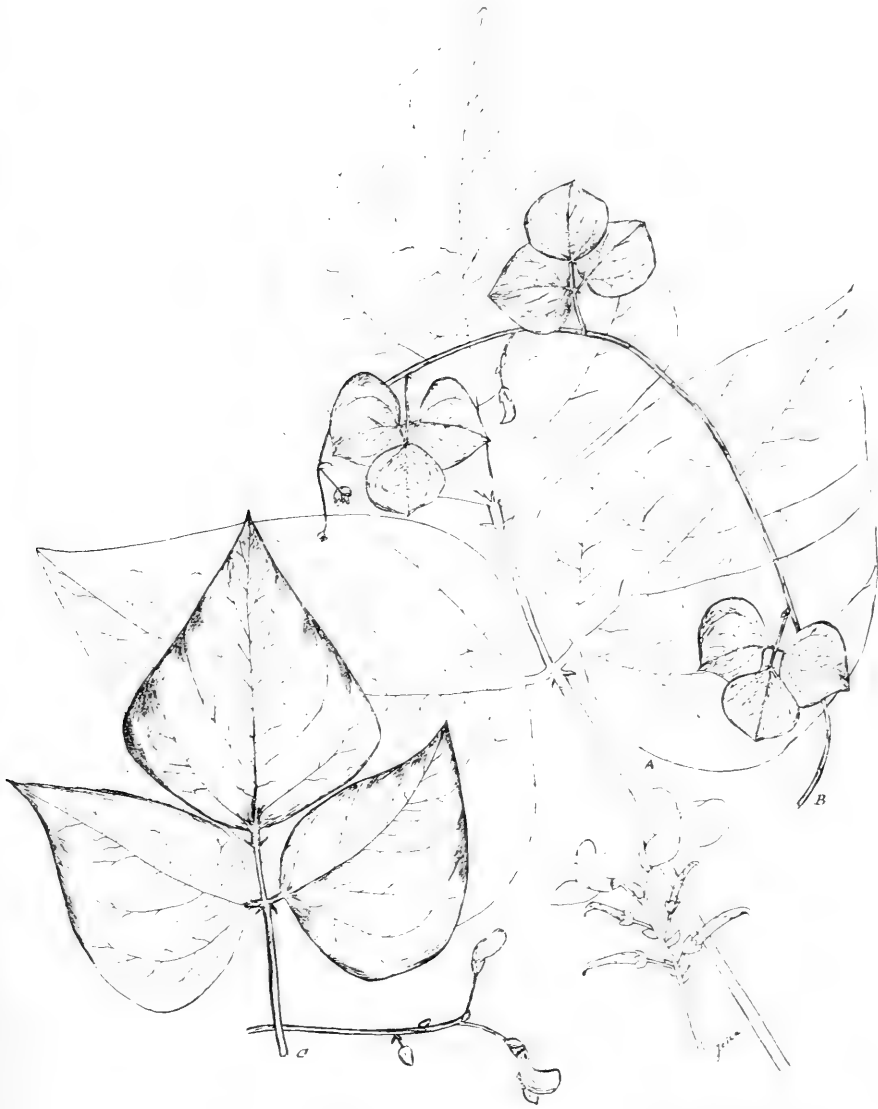


Fig. 3.

Eine polymorphe  $F_1$  aus *Phaseolus vulgaris* Van Celst  $\times$  *Phaseolus multiflorus* weißblütig. A. Blatt und Blumen einer Riesenpflanze. B. Zweig einer Form mit Blume und rundlichen dicken Blättern mit sehr langen Palisadenzellen. C. Blatt und Blumen einer Zwergpflanze.  $\frac{1}{4}$  der natürl. Größe.

Im einzelnen hatten die Kreuzungen das folgende Resultat:

1. *Phaseolus vulgaris*, braune Stockbohne einer Johannsen'sche Reine Linie  $\times$  *Phaseolus multiflorus* rotblütig.

Aus 20 Samen wurden 16 Keimpflanzen erhalten, die alle ihre Kotyledonen über die Erde emporhoben. Alle hatten ausgesprochen rankenden Wuchs, wie die Vatersippe, 7 waren aber Riesenformen mit roten Blüten, die ungefähr das Aussehen einer rotblütigen *Phaseolus multiflorus* hatten, 5 waren Zwerge. Eine von den Riesenformen (vergl. Fig. 1) war außerordentlich stark verzweigt und erreichte eine Länge von 5 m, ihre Blätter waren viel größer als die beider Elternpflanzen. Die Pflanze blühte sehr reich und zeigte Selbstbestäubung. Die Fruchtknoten entwickelten sich aber fast gar nicht weiter,

sie erreichten nur eine Länge von 7—10 mm, wurden dann gelblichgrün, schrumpften ein und fielen ab. Samen wurde in keinem Fall ausgebildet.

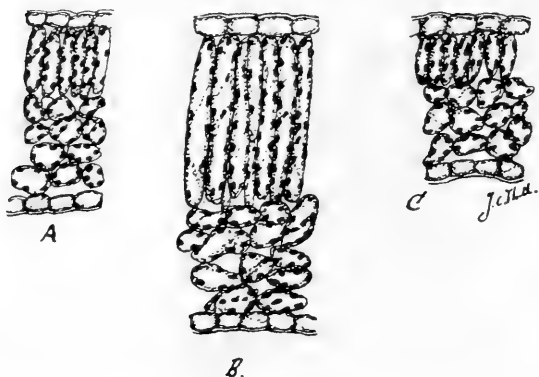


Fig. 4. A. Querschnitt eines Blattes *Phaseolus vulgaris* Van Celst. C. Dasselbe von *Phaseolus multiflorus* weißblütig. B. Dasselbe der rundblättrigen  $F_1$ -Pflanze aus B. der vorigen Abbildung.

Die meisten anderen Pflanzen dieser Generation, und zwar sowohl die Zwerge wie die übrigen Riesen, entwickelten gut ausgebildete Früchte und Samen (Fig. 2). Die Früchte sind, wie die Figur zeigt, am untern Ende stark verdickt. Die Anzahl der Samen in der einzelnen Frucht betrug 1—2. Die Samen sind etwa so groß

oder etwas größer als die von *Phaseolus vulgaris* und auch in der Form etwas ähnlich wie bei dieser Art. Ihre Farbe ist genau die gleiche wie bei *Phaseolus multiflorus*. Das braune Pigment der Mutterpflanze ist recessiv.

2. *Phaseolus vulgaris* Chevrier  $\times$  *Phaseolus multiflorus* rotblütig.

Aus dieser Kreuzung wurden 40 Samen geerntet, von denen 34 sich zu fertigen Pflanzen entwickelten. Auch hier zeigte sich das Herausschieben der Kotyledonen aus dem Boden als dominant. Alle hatten rankenden Wuchs und im übrigen waren 4 zwergig mit kleinen Blüten, 13 hatten den Habitus von *Phaseolus multiflorus* und 17 Pflanzen waren ungefähr intermediär zwischen diesen beiden ebengenannten Typen. Alle hatten rote Blütenfarbe und zwar rot Nr. 61 und 66 nach dem „Code des Couleurs“. Die Früchte waren ähnlich beschaffen, wie die aus der vorher besprochenen Kreuzung. Die Samen zeigten auch hier wieder die Farbe von *Phaseolus multiflorus* und

die Form ähnlich wie eine Chevrier-Bohne (*Ph. vulgaris*). In den Zwergen entwickelten sich keine Früchte.

3. *Phaseolus vulgaris* Van Celst  $\times$  *Phaseolus multiflorus* weißblütig.

Hier wurden in  $F_1$  Formen erhalten, welche untereinander größere Unterschiede aufwiesen, als all die anderen Kreuzungen. Aus 25 Samen des Jahres 1919 wurden 21 Pflanzen erzogen. Davon waren 4 Riesenformen mit dem Habitus von *Phaseolus multiflorus*, 15 waren zwergig mit kleineren Blättern aber ebenfalls rankendem Stengel. Außerdem waren in dieser Generation 2 rankenden Individuen mit rundlichen, dicken dunkelgrün gefärbten Blättern. Die mikroskopische Untersuchung der Blätter ergab, daß hier die Palisadenzellen zwei- bis zweieinhalbmal länger sind als bei den Elternsippen, im Schwamm-Parenchym zeigten diese Bastarde nicht besonderes. Die Blattanatomie der übrigen Individuen war nie der der Elterpflanzen ähnlich.

Alle Pflanzen blühten weiß. Die Samen, welche von 3 Pflanzen geerntet werden konnten, waren ebenfalls weiß. Im Jahre 1920 wiederholte ich diese Kreuzung und erhielt im nächsten Jahr 40  $F_1$ -Pflanzen, davon waren 12 Riesen, 22 Zwerge und 6 wieder von dem eben geschilderten Typ mit runden dicken Blättern.

Fig. 3 und Fig. 4 zeigen deutlich das Aussehen dieser verschiedenen Formen.

4. *Phaseolus vulgaris* Van Celst  $\times$  *Phaseolus multiflorus* rotblütig.

In dieser Kreuzung wurden aus 32 Samen 27 Pflanzen erhalten. Hierunter waren 2 Typen unterscheidbar, nämlich 3 Riesen mit einer Höhe von 1,5—2 m und im übrigen 24 Zwerge. Diese Zwerge zeigten einen sehr

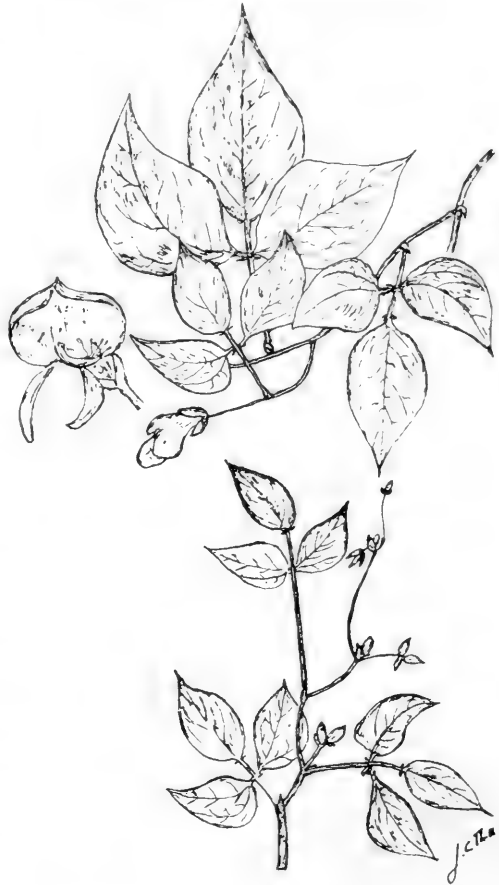


Fig. 5.

Zwei typische Zwergpflanzen aus einer  $F_1$  zwischen *Phaseolus vulgaris* Van Celst  $\times$  *Phaseolus multiflorus* rotblütig. Natürl. Größe.

schwachen Wuchs, waren aber ausgesprochen rankend, sie wurden nur höchstens 15–30 cm hoch und einige sogar nur 3 cm. Die Blätter dieser Zwerge sind sehr klein und die Stengel dünn, wie dies Fig. 5 zeigt.

Die Riesen kamen alle zur Blüte, ein Teil der Zwerge aber nicht. Die Früchte waren wie in den anderen Kreuzungen beschaffen, jedoch wurden keine reife Samen geerntet. Es ist aber zu vermuten, daß sie dieselbe Farbe hatten, wie die sonstigen Bastarde aus einer rotblütigen *Phaseolus multiflorus*.

Auf Mendelspaltung lassen sich diese verschiedenen  $F^1$ -Typen wohl nicht zurückführen. Irgendwelche andere Hypothese aufzustellen hat vorläufig keinen Zweck. Ich möchte aber eine Wiederholung der Versuche dringend empfehlen und glaube, daß eine zytologische Untersuchung hier wohl Aufklärung bringen kann.

Bloße Fluktuationen kommen sicher nicht in Betracht, Krankheitsercheinungen wohl ebenfalls nicht, zumal außer den Riesen- und Zwergformen auch die vorhin geschilderten Typen mit dem rundblättrigen abnorm gebauten Palisaden-Parenchym auftraten.

Das Verhalten der  $F^2$ -Generation lasse ich zunächst unberücksichtigt. Es kam mir nur darauf an, hier auf das höchst eigenartige Verhalten der  $F^1$ -Generation hinzuweisen. Ich will nur kurz erwähnen, daß aus der Kreuzung *Phaseolus vulgaris* braune Stockbohne  $\times$  rotblumige *Phaseolus multiflorus* einige  $F^2$ -Individuen hervorgingen, in denen das braune Pigment der Stockbohne wieder erschien.

---

# **Deutsche Gesellschaft für Vererbungswissenschaft.**

## **Programm der zweiten Jahresversammlung in Wien vom 25. bis 27. September 1922.**

**Sonntag, den 24. September.** Ab 7 Uhr abends zwanglose Zusammenkunft, veranstaltet von der zoologisch-botanischen Gesellschaft im Gasthause zum „Silbernen Brunnen“, IX., Berggasse 5.

### **Montag, den 25. September.**

I. Vormittags 11 Uhr im kleinen Festsale der Universität:

1. Geschäftssitzung: Eröffnung der Versammlung durch den Vorsitzenden, Geschäfts- und Rechenschaftsbericht des Schriftführers mit Antrag betr. Satzungsänderung (Neuregelung der Mitgliedsbeiträge), Wahl zweier Rechnungsprüfer, Wahl des nächstjährigen Versammlungsortes, Neuwahl des Vorstandes, Anträge und Wünsche.
2. Referat: R. Goldschmidt, Berlin-Dahlem: Das Mutationsproblem. — Diskussion.
3. Vorträge.

II. Abends 7 Uhr im großen Festsale der Universität:

Festsitzung. Festvortrag von E. Baur, Berlin: Aufgaben und Ziele der Vererbungswissenschaft in Theorie und Praxis.

### **Dienstag, den 26. September.**

I. Vormittags 9 Uhr im kleinen Festsale der Universität:

1. Referat: H. Spemann, Freiburg i. B.: Die Erbmasse und ihre Aktivierung. — Diskussion.
2. Vorträge.

II. Nachmittags 3 Uhr im kleinen Festsale der Universität:

Vorträge und Demonstrationen.

**Mittwoch, den 27. September.**

I. Vormittags 9 Uhr im kleinen Festsaaie der Universität:

1. Referat: E. Rüdin, München: Über die Vererbung geistiger Störungen. — Diskussion.
2. Vorträge.

II. Nachmittags 3 Uhr im kleinen Festsaaie der Universität:  
Vorträge und Demonstrationen.

**Donnerstag, den 28. September.**

Vormittags Besuch der Biologischen Versuchsanstalt der Akademie der Wissenschaften im Prater. Dasselbst Demonstrationen. Treffpunkt 9 Uhr vor dem Universitätsgebäude.

Nachmittags Besuch von Schönbrunn. Treffpunkt 3 Uhr vor dem Universitätsgebäude.

**Bisher angemeldete Vorträge.**

Bauer, K. H., Göttingen: Über die Erbbiologie der Hämophilie und deren Bedeutung für unsere Vorstellungen von der Natur der Gene.

Baur, E., Berlin: Die Faktorenkoppelung bei *Antirrhinum* im Lichte der Morganschen Theorie.

Bloom, A., Berlin-Dahlem: Weitere Versuche zur Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses bei Säugetieren.

Bonnevie, K., Kristiania: Zur Frage der Vererbung der Papillarzeichnung.

Cohen-Kysper, A., Hamburg: Kontinuität des Keimplasmas oder Wiederherstellung der Keimzelle?

Erdmann, Rh., Berlin: Explantation und Verwandtschaftsnachweis.

Fischer, E., Freiburg i. B.: Umweltwirkungen auf menschliche Rassenmerkmale.

Goldschmidt, R., Berlin-Dahlem: Experimenta crucis zur Geschlechts-umwandlung.

Gruber, K., München: Zur Frage der Entstehung von Lokalrassen bei Cladoceren.

Kniep, H., Würzburg: Über erbliche Änderungen der Geschlechtsfaktoren bei Pilzen.

Kuhn, Ph., Dresden: Die neuere Bakterienforschung und die Vererbungslehre.

Mohr, O. L., Kristiania: Das deficiency-Phänomen bei *Drosophila melanogaster*.

- Nachtsheim, H., Berlin: Parthenogenese, Gynandromorphismus und Geschlechtsbestimmung bei Phasmodiden.
- Przibram, H., Wien: Temperaturmodifizierte Ratten und deren Nachkommen.
- Schiemann, E., Berlin: Genetische Studien zur Sortenunterscheidung der Gerste.
- Seiler, J., Schleierlohe: Die Parthenogenese der Psychiden.
- Uhlenhuth, E., New York: Innere Sekretion und Vererbung.
- Witschi, E., Basel: Experimente mit Froschzwittern.
- Wriedt, Chr., Ski (Norwegen): Drei Mutationen bei Haustieren.

Die Festsetzung der Reihenfolge der Vorträge erfolgt nach stofflichen Gesichtspunkten.

Während der Tagung stehen alle biologischen Institute und Sammlungen Wiens den Teilnehmern offen. — Das naturwissenschaftliche Staatsmuseum wird einige Spezialausstellungen veranstalten (Kollektion von Schwärmerbastarden; die Lacertiden der „muralis“-Gruppe; die verschiedenen Hautzeichnungen bei Säugetieren usw.). Nähere Mitteilungen darüber während der Versammlung.

Um den Teilnehmern an der Versammlung den Aufenthalt in Wien möglichst zu verbilligen, hat das vorbereitende Komitee eine größere Anzahl von Freiquartieren und von Quartieren zu billigen Preisen beschafft; Teilnehmer, welche auf solche Quartiere reflektieren, wollen dies **spätestens bis 20. August** unter der Adresse: **An das Organisationskomitee für den Vererbungskongreß, Wien, III., Rennweg 14,** mitteilen.

Die Leitung des „**akademischen Mittagstisches**“ in Wien (I., Hofburg) ladet die Teilnehmer ein, das Mittagsmahl in ihren Räumen gegen sehr mäßige Bezahlung einzunehmen.

Über sonstige Veranstaltungen wird in der ersten Sitzung Mitteilung gemacht werden.

Von Sonntag, den 24. September ab befindet sich eine **Auskunftsstelle** in der Aula der Universität.

Nichtmitglieder der Gesellschaft, die an der Tagung teilzunehmen wünschen, zahlen als Beitrag zur Deckung der allgemeinen Unkosten eine Teilnehmertaxe von 500 Kronen.

Der Tagung unmittelbar voraus geht die internationale Mendelfeier in Brünn (22. bis 24. September). Eine möglichst rege Beteiligung auch der deutschen Genetiker ist sehr erwünscht. Das Brünnener Lokal-

komitee hat billige Quartiere in Aussicht gestellt. Sodann kann damit gerechnet werden, daß die Visa kostenlos erteilt werden. Um ein diesbezügliches Kollektivgesuch an die tschecho-slowakische Regierung richten zu können, werden die Mitglieder, welche an der Feier in Brünn teilzunehmen gedenken, gebeten, dies **umgehend** dem Schriftführer mitzuteilen unter genauer Angabe der Personalien (Namen, Geburtsdatum, Heimatsort, Beruf, Adresse) sowie der Adresse des im Aufenthaltsorte des Betreffenden befindlichen bzw. des nächsten tschecho-slowakischen Konsulates. Es besteht die Absicht, nach Möglichkeit gemeinsam von Leipzig (etwa am 21. September) nach Brünn zu reisen. Falls sich eine genügende Zahl von Teilnehmern an dieser Fahrt rechtzeitig bei dem Schriftführer meldet, soll versucht werden, für die Fahrt Leipzig—Brünn sowie für die Fahrt Brünn—Wien eine Fahrpreismäßigung zu erwirken.

Der Vorsitzende:

**R. Wettstein,**

Wien, III., Rennweg 14.

Der Schriftführer:

**H. Nachtsheim,**

Berlin N 4, Invalidenstraße 42.

### Neue Mitglieder.

- Baumann, Ernst, Berlin W 50, Nürnberger Platz 6 (vorgeschl. durch Baur und Poll).
- Becker, Josef, Saatzuchtleiter, Staatz, Post Kautendorf (Niederösterreich) (vorgeschl. durch Fruwirth und E. Tschermak).
- Bluntschli, Prof. Dr. H., Frankfurt a. M., Anatom. Inst. (vorgeschl. durch G. und P. Hertwig).
- Boas, Prof. Dr. Friedrich, Weihestephan bei Freising, Landwirtschaftl. Hochschule, Botan. Laborat. (vorgeschl. durch Lehmann und Oehlkers).
- Bonnevie, Prof. Dr. Kristine, Kristiana (Norwegen), Zool. Inst. d. Univ. (vorgeschl. durch Goldschmidt und Nachtsheim).
- Březina, Prof. Dr. Ernst, Wien I, Börseplatz 3 (vorgeschl. durch Lebzelter und Nachtsheim).
- Cohen-Kysper, Dr. Adolf, Hamburg, Esplanade 39 (vorgeschl. durch Winkler und Stoppel).
- von Frisch, Prof. Dr. Karl, Rostock, Zool. Inst. (vorgeschl. durch Goldschmidt und Nachtsheim).
- Gleisberg, Dr. Walter, Leiter d. Station f. gärt. Pflanzenzüchtung d. Lehranstalt f. Obst- u. Gartenbau, Proskau (Oberschl.) (vorgeschl. durch Correns und Winkler).



- Haberlandt, Geh. Rat Prof. Dr. G., Berlin-Dahlem, Pflanzenphysiol. Inst. (vorgeschl. durch Correns und Nachtsheim).
- Hemleben, Dr. Hans, Berlin N 4, Inst. f. Vererbungsforschung (vorgeschl. durch P. Hertwig und Nachtsheim).
- Hintzmann, Walter, stud. med., Frankfurt a. M., Mozartplatz (vorgeschl. durch G. und P. Hertwig).
- Hünerbein, Karl, cand. phil., Kettwig, Wilhelmstr. 48 (vorgeschl. durch Baur und Nachtsheim).
- Janchen, Dr. Erwin, Privatdozent, Wien III, Ungergasse 71 (vorgeschl. durch F. v. Wettstein und Nachtsheim).
- Kahn, Dr. Eugen, München, Deutsche Forschungsanst. f. Psychiatrie, Nußbaumstr. 7 (vorgeschl. durch Rüdin und Nachtsheim).
- Kniep, Prof. Dr. Hans, Würzburg, Botan. Inst. d. Univ. (vorgeschl. durch Baur und Nachtsheim).
- Koltzoff, Prof. Dr. N. K., Moskau (Rußland), Inst. f. experim. Biol., Sivzev Vrogen 41 (vorgeschl. durch Baur und Nachtsheim).
- Lange, Dr. Johannes, Privatdozent, München, Psychiatrische Klinik, Nußbaumstr. 7 (vorgeschl. durch Rüdin und Kahn).
- Mathes, Prof. Dr. Paul, Direktor der geburtshilflich-gynäkologischen Klinik, Innsbruck, Kaiser Wilhelmstr. 16 (vorgeschl. durch Löhner und Nachtsheim).
- Meyer, Paul, cand. med., Frankfurt a. M., Cronbergerstr. 25 (vorgeschl. durch G. und P. Hertwig).
- Rimsky-Korsakow, Prof. Dr. M., Petrograd (Rußland), Zool. Inst. d. Univ. (vorgeschl. durch Baur und Nachtsheim).
- Schleip, Prof. Dr. Waldemar, Würzburg, Zool. Inst. (vorgeschl. durch Baur und Nachtsheim).
- Schrötter, Reg.-Rat Dr. Hermann, Wien IX, Alserstr. 23 (vorgeschl. durch Lebzelter und Nachtsheim).
- Schultz, Dr. med. Walter, Allenstein (Ostpr.) Zeppelinstr. 2<sup>III</sup> (vorgeschl. durch Baur und Nachtsheim).
- Sicher, Dr. Harry, Privatdozent, Wien I, Brandstätte 9 (vorgeschl. durch Lebzelter und Nachtsheim).
- Spatz, Dr. Hugo, München, Deutsche Forschungsanst. f. Psychiatrie, Nußbaumstr. 7 (vorgeschl. durch Rüdin und Lenz).
- Volksgesundheitsamt (Bibliothek) im Bundesministerium f. soziale Verwaltung, Wien I, Hofgartengasse 3 (vorgeschl. durch Lebzelter und Nachtsheim).
- Weese, Prof. Dr. Josef, Vorst. d. Lehrkanzel f. Botanik an d. Techn. Hochsch., Wien IV, Karlsplatz 13 (vorgeschl. durch Fruwirth und Nachtsheim).
- Wilsdorf, Dr. Georg, Tierzuchtndirektor, Berlin-Halensee, Seesenerstr. 15 (vorgeschlagen durch Baur und Nachtsheim).
- Zeiger, Dr. Karl, Assistent, Frankfurt a. M., Anatom. Inst. (vorgeschl. durch G. und P. Hertwig).

### **Mendel-Feier.**

Am Freitag, den 21. Juli 1922 fand im Hörsaal des Anatomisch-Biologischen Instituts der Universität eine von Mitgliedern und Gästen zahlreich besuchte Festsitzung der Berliner Mitglieder zur Feier des hundertsten Geburtstages von Gregor Mendel statt. Vorträge hielten: Geh. Rat. Prof. Dr. Correns: Mendels Leben und sein Wirken. Privatdozent Dr. H. Nachtsheim: Die Entwicklung des Mendelismus seit 1900. Ein Rückblick und Ausblick.

### **87. Versammlung (Hundertjahrfeier) der Gesellschaft Deutscher Naturforscher und Ärzte in Leipzig vom 18. bis 24. September 1922.**

Der Vormittag des 19. September ist mit nachstehender Tagesordnung ausschließlich der Vererbungswissenschaft gewidmet:

9 Uhr Vormittag: II. Allgemeine Sitzung. Thema: Die Vererbungslehre.

- a) Prof. Dr. Johannsen, Kopenhagen: Hundert Jahre der Vererbungsforschung.
- b) Prof. Dr. Meisenheimer, Leipzig: Äußere Erscheinungsform und Vererbung.
- c) Dr. Lenz, Herrsching-Oberbayern: Die Vererbungslehre beim Menschen.

## Referate.

**Collier, W. A. Einführung in die Variationsstatistik, mit besonderer Berücksichtigung der Biologie.** Berlin. J. Springer. 1921. 72 S. 8 Textfig. Preis geheftet 33 M.

Die kleine Schrift beabsichtigt, solche Leser in die Variationsstatistik einzuführen, denen zum Durcharbeiten größerer Werke, wie derer Johannsens und A. Langs, die Zeit fehlt. Für den Vererbungsforscher werde freilich die Kenntnis jener Werke unentbehrlich bleiben, wohl aber genüge das vorliegende Buch für Vertreter anderer biologischer Disziplinen, und besonders für den Mediziner. Um gerade diesem entgegenzukommen, sind alle Beispiele der Immunitätslehre entnommen und setzen formal die Bekanntschaft mit dieser voraus. Merkwürdigerweise sind nur Übungsbeispiele mit ganzzahligen, diskreten Varianten gewählt. Mathematisch strenge Ableitungen der zu verwendenden Formeln konnten naturgemäß bei der Kürze der Schrift nicht gegeben werden; nur in einzelnen Fällen wird die Richtigkeit bzw. die Brauchbarkeit der endgültigen Formel an Beispielen dargelegt. Je schwieriger die Materie sich im Verlaufe des Buches gestaltet, um so summarischer und kürzer werden die begründenden und hinführenden Ausführungen, bis gegen den Schluß zu die Darstellung nicht viel mehr ist als eine Sammlung nicht weiter erklärter Formeln.

Wer von Variationsstatistik nichts weiß, und insbesondere von der Notwendigkeit ihrer Verwendung zur Klärung biologischer Probleme noch nicht überzeugt ist, den dürfte Colliers Büchlein nicht bekehren. Die grundsätzliche Beschränkung auf ganz wenige praktische Beispiele (opsonischer Index und Immunitätseinheiten des Diphtherieantitoxins, bei der Korrelation Länge und Breite geometrischer, nicht näher bezeichneter Körper) liegt sicher nicht im Sinne werbender Wirkung; und auch auf den Vorteil, der aus der statistischen Behandlung der Übungsbeispiele entspringt, ist nicht ausdrücklich hingewiesen. Wer aber bereits den Nutzen variationsstatistischer Behandlung biologischer Fragen kennt, dem wird Collier bei der praktischen Arbeit, soweit es sich um die rein mathematische Seite, nicht um die biologische handelt, als übersichtliche Formelsammlung gute und höchst wünschenswerte Dienste leisten. — Die Darstellung umfaßt die diskreten und die Klassenvarianten, die Berechnung des Mittelwertes in beiden Fällen, das Quartil und den Quartilkoeffizient, Galtons Ogive, Variationspolygon und Treppenkurve, das Binom, die kleinsten Quadrate, die Standardabweichung und den Variationskoeffizienten, die Mode, Sheppards Korrektur, den Vergleich der empirischen Kurve mit der binomischen, die Berechnung der mittleren und der wahrscheinlichen Fehler des Mittelwertes, der Standardabweichung usw., endlich die statistische Erfassung der Schief-

heit und des Exzesses. Zum Schluß ist die alternative Variabilität kurz behandelt, doch ohne daß auf ihre grundlegende Bedeutung für die Erblchkeitslehre hingewiesen wäre. Ein Anhang bringt kurze Angaben über die rechnerische Behandlung der Korrelation.

Rühmend hervorzuheben ist die Druckfehlerfreiheit des Textes und der Formeln. Nur auf S. 14 wäre statt  $q_1 - q_3$  vielmehr  $q_3 - q_1$  zu lesen. Vielleicht würde es dem Anfänger das Verständnis erleichtern, wenn dem Texte der S. 37 (Bedeutung der Standardabweichung) etwa Johannsens Fig. 7, S. 72 der Auflage von 1909 beigegeben, oder die Fig. 6 Colliers durch die genannte Johannsens ersetzt worden wäre. Auch wäre ein kurzer Hinweis auf die graphische Darstellung der Korrelation erwünscht.

Zusatz bei der Korrektur. Nachträglich von befreundeter Seite aufgefordert, die Schrift Colliers mit dem Hauptteil II (Anfangsgründe der Biometrik der Variation und Korrelation) der experimentellen Vererbungslehre A. Langs zu vergleichen, sieht sich Ref. genötigt zu bekennen, daß hier im gedanklichen Ablauf der Darstellung, der Stoffeinteilung und sogar im Wortlaut eine derart starke Anlehnung Colliers an das ältere Werk stattgefunden hat, wie sie nach Ansicht des Ref. keinesfalls hätte erfolgen dürfen. Abgesehen von der Tätigkeit des Auswählens und der Ersetzung der Langschen Beispiele durch selbstgewählte, ist der Arbeit Colliers Eigenwert nicht zuzuerkennen<sup>1)</sup>.

Koehler, München.

**Hertwig, Oskar. Zur Abwehr des ethischen, des sozialen, des politischen Darwinismus.** 2. Aufl. Jena, Gustav Fischer, 1921. V u. 121 S. Preis brosch. M 14,—.

Das Buch bietet eine Verteidigung der „christlich-humanen“ Moral, der sozialen Pflegepolitik und des Pazifismus gegen Angriffe, die sich auf den Darwinismus stützen. Es stellt eine Ergänzung des umfangreichen Werkes: „Das Werden der Organismen. Zur Widerlegung von Darwins Zufallstheorie“ (1918) dar.

H. kritisiert zunächst kurz den theoretischen Darwinismus: Wichtige Grundbegriffe der Selektionslehre sind sehr unbestimmt. Der von den Daseinskampf-Theoretikern angenommene Mangel an Nahrung besteht für die Tierwelt nur ausnahmsweise. Dem Tode verfallen in erster Linie Keimzellen und noch nicht voll entwickelte Individuen, die die Organe, deren Anpassungsgrad über Leben und Tod entscheiden soll, noch gar nicht oder nur z. T. haben. Überhaupt bestimmen meist äußere Faktoren, nicht aber kleine Unterschiede der Organismen über Leben und Sterben. Kurz, H. lehnt die Selektionshypothese ab; er bekennt sich zur Lehre von der direkten Bewirkung als Entwicklungsprinzip.

Der ethische Darwinismus wirft der christlich-humanen Moral vor, daß sie durch Beschützung der Minderwertigen den auslesenden Daseinskampf störe.

Demgegenüber legt H. zunächst seine Ansicht über die Entwicklung der altruistischen Tendenzen dar. Diese haben ihren Ursprung im Gemeinschaftsleben höherer Tiere, sie verstärken und verfeinern sich im menschlichen Familienleben und dehnen sich in abgeschwächter Form auf immer weitere Kreise aus. So ermöglichen sie über der Stufenreihe: Atom, Molekül,

<sup>1)</sup> Das Buch ist nach Mitteilung der Verlagsbuchhandlung inzwischen aus dem Buchhandel zurückgezogen worden. Red.

Zelle, Einzelorganismus, eine höhere Organisationsstufe, das Gemeinschaftsleben, das nur bestehen kann, wenn in den Einzelwesen Gemeinschaftsgefühl und Wille lebendig bleiben. Die antichristliche Herren- und Ausbeutermoral mancher Darwinianer führt zu asozialer Anarchie und damit zur Kulturvernichtung.

H. wendet sich dann dem sozialen Darwinismus zu. Manche Sozialdarwinisten meinen, daß Kindersterblichkeit, Tuberkulose, andere Krankheiten, geschlechtliche Ausschweifungen, Trunksucht, Arbeitslosigkeit und soziales Elend als rassedienliche Auslesefaktoren wirken. Die Rassehygieniker fordern eine systematische Fortpflanzungsauslese in der menschlichen Gesellschaft, Eheverbote oder Zeugungsbeschränkung (evt. Sterilisation) für erblich Kranke und Minderwertige, Fortpflanzungsbegünstigung für Höherwertige durch staatliche Mittel. v. Ehrenfels will durch Polygamie streng ausgewählten Männern reichlichste Fortpflanzung sichern.

Nach H. ist dem Sozialdarwinismus durch die Widerlegung der theoretischen Selektionslehre der feste Boden entzogen. Er führt ferner aus, daß so wenig wie zwischen den Zellen eines pflanzlichen oder tierischen Organismus zwischen den Gliedern eines Staatswesens ein Kampf ums Dasein mit Darwinscher Zuchtwahlwirkung stattfindet. Vielmehr untersteht auch die menschliche Gemeinschaft dem biologischen Gesetz der Arbeitsteilung und Differenzierung, nach dem ihre verschieden beanlagten Glieder verschiedene Funktionen haben, jedes Glied aber auf die Mithilfe der anderen in seiner ganzen Existenz angewiesen ist.

Mit Recht weist H. manchen Sozialdarwinisten gegenüber darauf hin, daß die soziale Auslese, die verschiedene Menschen in verschiedene Berufe und Stände bringt, von Darwinscher Auslese durchaus zu unterscheiden ist. Die Begabten, Fleißigen, sich selbst Beherrschenden, die etwa in der menschlichen Gesellschaft „ausgelesen“ werden und in ihr emporsteigen, pflanzen sich durchschnittlich viel schwächer fort als minderwertige Menschen. Das ist von extremen Lobrednern des ungehemmten Daseinskampfes, nicht hingegen von der modernen Eugenik übersehen worden.

Gegen die Eugenik nun wendet H. ein, ihr idealer Züchtungsstaat sei utopisch, weil sich die Menschen seinen ungeheuerlichen Zwang nicht gefallen lassen würden. Eine Menschengeschlechtsbehörde würde durch unvermeidliche Irrtümer großes Unheil anrichten und viel Leid stiften. Man ist sich vielfach über das Ziel der Menschengeschlechtszüchtung nicht klar und einig.

In der 2. Auflage betont H. übrigens ausdrücklich, daß vieles in den Bestrebungen der Rassehygiene, Eugenik usw. berechtigt ist (S. 71, 72). Die eigentlichen Fortschrittshebel sieht er aber in der planmäßigen Erziehung aller Schichten des Volkes, in der zweckmäßigen Vorbereitung für die Arbeit in niederen und höheren Berufen, in der Belebung der altruistischen, sittlichen und der Hemmung der zersetzenden Kräfte. Er fordert Ausbau der Sozialpolitik, Sozialhygiene, Wohnungsfürsorge usw., sowie ein Recht auf Arbeit.

Wir kommen zum „politischen Darwinismus“, zu der Ansicht, daß der Krieg eine notwendige und förderliche Form des Kampfes ums Dasein sei, daß er auslesend wirke und das tüchtigere Volk zum Siege führe, daß Fortfall der Kriege Völkerentartung und geistige Versumpfung verursachen müsse. H. führt aus, daß die Entente- und deutsche Schriften, die solche Ansichten darlegen, nur zu erfolgreich benutzt hat, um Deutschland als militaristischen Friedensfeind zu brandmarken, obwohl auch in der französischen, englischen und amerikanischen Literatur derartige Anschauungen vertreten worden sind.

Die Auffassung des Krieges als einer unabänderlichen Notwendigkeit im Sinne der Darwinschen Kampf-ums-Dasein-Lehre fällt für H. bereits mit dem theoretischen Darwinismus dahin. Auch bestehen zwischen Sieg bzw. Unterliegen im Daseinskampfe und Erfolg bzw. Niederlage im Kriege himmelweite Unterschiede: Völker sterben nicht durch verlorene Kriege wie im Daseinskampf unterliegende Individuen.

Trotz mancher Rückschläge zeigt die Entwicklungsgeschichte der Menschheit die Tendenz, daß kleinere Gesellschaftsgruppen sich zu immer größeren Verbänden zusammenschließen. So werden sich auch die Völker dereinst zum friedlichen Bund zusammenfinden. Frühere Kriegsmotive, wie das religiöse, haben ihren friedengefährdenden Einfluß verloren. Auch das an sich berechnete Nationalgefühl wird, so hofft H., sich so gestalten, daß es als Kriegsmotiv ausscheidet. Die wirtschaftlichen Interessen werden als Kriegsursachen zurücktreten auf Grund der Erfahrung, daß auch für den Sieger der Krieg die Kosten nicht lohnt. Arbeitsteilung und Differenzierung werden immer engere Beziehungen zwischen den Staaten knüpfen und diese immer mehr zu sich ergänzenden, voneinander abhängigen Gliedern der organisierten Menschheit machen.

Freilich wäre es angesichts des abgrundtiefen Völkerhasses ein Utopie, den wahren Völkerbund von heute auf morgen zu erhoffen. H. aber erwartet mit Kant, daß gerade die Kriege und Kriegsrüstungen durch bittere Not die Völker „zu anfänglich unvollkommenen Versuchen, endlich aber nach vielen Verwüstungen, Umkippungen und selbst durchgängiger innerer Erschöpfung“ (Kant) zum gerechten Völkerbunde drängen werden.

Ein im November 1917 geschriebenes Nachwort zur 1. Auflage, in dem H. mit feurigen Worten zum Ausharren in der Verteidigung des Vaterlandes mahnte, ist in der Neuauflage fortgeblieben. Statt dessen bringt diese einen scharfen Protest gegen den Vertrag von Versailles (S. 49, 50), eine Ablehnung des Marxistischen Sozialismus (S. 101) und eine Reihe von anderen Zusätzen und kleineren Änderungen.

Erich Becher.

**Knoll, Fritz. Insekten und Blumen. Experimentelle Arbeiten zur Vertiefung unserer Kenntnisse über die Wechselbeziehungen zwischen Pflanzen und Tieren. Heft 1:**

- I. Zeitgemäße Ziele und Methoden für das Studium der ökologischen Wechselbeziehungen.
- II. *Bombylius fuliginosus* und die Farbe der Blumen (mit 6 Tafeln, 23 Textfiguren und 3 Proben farbiger Papiere) Abhandl. d. zool.-bot. Ges. Wien Band XII Heft 1. IV und 119 S. Wien 1921. Verlag der zool.-bot. Ges.

Nach der von K. Chr. Sprengel begründeten blütenbiologischen Anschauung vereinigen sich die neben dem eigentlichen Geschlechtsapparat in der Blüte vorhandenen Elemente: Nektar, farbige Blütenblätter, Duft, zu einem eigenartig ineinandergreifenden System von Wirkungen, die beim Zustandekommen der Befruchtung eine entscheidende Rolle spielen. Das Vorhandensein von Nektarien bedingt es, daß Insekten Veranlassung haben, sich in unmittelbare Nähe des Geschlechtsapparates zu begeben. Farbe der Blütenblätter und Duft zeigen den Insekten den Weg zur Nahrungsquelle, d. h., sie wirken auf die Sinnesorgane der Insekten, wodurch gewisse, wahrscheinlich instinktive Reaktionen ausgelöst werden, die zum Aufsuchen der Blüte führen. Die räumlichen Verhältnisse in der Blüte bedingen es, daß

das Insekt bei der Honigentnahme sich mit Pollen belädt und denselben beim Besuch der nächsten Blüte auf der Narbe abstreift, wodurch die Bestäubung bewirkt wird.

Diese Anschauung hat etwas so ungemein Befriedigendes, weil in ihr die akzessorischen Blütenelemente als echte Organe der Pflanze erscheinen, d. h. es gehen von ihnen Wirkungsketten aus, die an bestimmter Stelle wesentlich und unentbehrlich in den Verlauf der Lebensvorgänge eingreifen; — und weil diese von ihnen ausgehenden wesentlichen Wirkungen dieselben sind, die auch uns die Blüten so auffallend erscheinen lassen, nämlich chemische und optische Wirkung auf tierische Sinnesorgane.

In dieser Lehre sind als unbekannte Größen die Wirkung von Blütenfarbe und Duft auf die Insekten eingeführt.

Verf. hat mit wahrhaft vollkommenen experimentellen Methoden von außerordentlicher Einfachheit diese Faktoren untersucht. Er hat sich die Frage vorgelegt, welche Rolle Farbe und Duft bei der Herbeiführung des Blumenbesuchs der Insekten spielen. Wie von selbst ergeben sich dabei wichtige Aufschlüsse über das Farbensehen der Insekten.

Die Versuche beziehen sich auf ein besonders geeignetes Insekt (ausgezeichneter Flieger, ganz an Blütenbesuch angepaßt, nährt sich nur von Nektar), eine Wollschweberart (*Bombylius fuliginosus*, *Diptera*), und seine bevorzugte Nährpflanze, *Muscari racemosum*, eine Traubenzhyazinthe mit blauvioletttem Blütenstand, deren obere Blüten steril, geschlossen und duftlos, deren untere fertil, nektarbergend, duftend und mit einem umgekrempelten weißen Perigonrand versehen sind, an dem sich *Bombylius* beim Honigsaugen festklammert. Diese Objekte wurden in ihrer natürlichen Umgebung untersucht, auf Halden und in Ölgärten Dalmatiens, wo der Wollschweber in sicher-gezieltem Fluge von einem der reichlich verteilten Blütenstände zum andern fliegt. Schon die Sicherheit und die Geradlinigkeit des Fluges machten es wahrscheinlich, daß nicht der von den Zufälligkeiten und dem Wechsel der Luftströmungen abhängige Duftstrom, der nur eine langsame und krummlinige Annäherung ermöglichen würde, das Insekt zur Blume hinführt, sondern die Farbe. Die Versuche machen das zur Gewißheit.

1. Ausschaltung des Duftes: Bei Wind (dessen Richtung durch leichte Windfahnen, die über den Blüten befestigt wurden, festgestellt wurde) fanden die Anflüge von allen Seiten mit gleicher Sicherheit statt, obwohl bei Anflügen senkrecht zur Windrichtung eine Duftwirkung sicher ausgeschaltet war.

2. Trennung der Duftquelle von der Farbquelle durch Überdecken des Blütenstandes mit einem oben geschlossenen Gasröhrchen, aus dem der Duft nur aus der einige Zentimeter unter dem Blütenstand befindlichen Öffnung ausströmen konnte: Unverminderte Sicherheit des Anflugs. Es wird stets der durch das Glas sichtbare Blütenstand angefliegen, nie die Ausströmöffnung.

3. Ausschaltung der Farbe durch Überdecken mit gelben Gläschen: Vollkommenes Ausbleiben des Anflugs, die Duftausströmöffnung bleibt unbeachtet, die durch das Glas sichtbare Form des Blütenstandes bewirkt nichts. Dafür, daß die Form belanglos ist, sprechen auch

4. Versuche mit blauviolettten Papieren, die jederzeit sicher angefliegen wurden, unabhängig von der Form und Größe, die sie hatten.

5. Versuche nach v. Frisch, bei denen das Blaupapier in ein Mosaik grauer Papiere der verschiedensten Helligkeitsstufen eingeordnet wurde, aus dem es die *Bombylius* mit Sicherheit herausfanden (kein einziger Anflug auf

Grau!), beweisen, daß es tatsächlich der Farbton (Wellenlänge) und nicht der Helligkeitswert des Blau ist, der vom Insekt unterschieden wird. Es wurde Blau von verschiedener Helligkeit angefliegen.

Damit ist nachgewiesen, daß für die Fernwirkung auf das Insekt, die es in die Nähe der Blüte führt, nur optische und zwar Farbreize in Betracht kommen.

Es blieb zu untersuchen, welche von den Blüten ausgehenden Wirkungen den *Bombylius* veranlassen, auf die einzelne Blüte vorzustößen und sich an ihr festzuklammern. Versuche mit künstlichen Nachbildungen, blaue Papierzylinder mit aufgeklebten weißen Papiernäpfchen, ergaben deutliche Vorstöße gegen die weißen Näpfchen, so daß zu vermuten ist, daß von den weißen Perigonrändern die entscheidende Nahwirkung ausgeht, also eine optische Nahwirkung. Das Anklammern konnte nicht erzielt werden. Der adäquate Reiz zur Auslösung dieser Reaktion ist wahrscheinlich der typische Duft in richtiger Konzentration. Verblühte, nicht mehr duftende Blütenstände werden noch angefliegen, aber nicht mehr „besucht“. Dagegen werden eben verblühte, die äußerlich von ganz verblühten nicht zu unterscheiden sind, jedoch noch duften, noch richtig besucht.

Eine Nahwirkung des Duftes ist also anzunehmen.

Verf. wendet sich nun einem zweiten Problem zu. So wie *Muscari racemosum* wirken auf *Bombylius fuliginosus* alle blauen (und weißen) Blumen, während alle gelben unbeachtet bleiben. Werden auf einem gelbblühenden Busch violette Nachbildungen von dessen Blüten angebracht, so werden diese angefliegen, die natürlichen gelben Blüten werden nicht beachtet. *Muscari comosum* hat einen Schopf von sterilen hellvioletten Blüten; weiter unten am Stiel sind nichtduftende gelbbraune fertile Honigblüten verteilt. *Bombylius fuliginosus* fliegt die sterilen Blüten an und verläßt den Blütenstand, ohne die Honigblüten beachtet zu haben. Das Verhalten gegen rote Blüten zeigt, daß Rot als Kategorie nicht unterschieden wird. Purpur wird angefliegen, von dem Blaurot also wahrscheinlich nur das Blau empfunden. Mohnrot erzeugt keine Reaktion, gehört also wohl zur Kategorie Gelb.

Wie ist diese natürliche Bindung von *Bombylius fuliginosus* an Blau zu bewerten? Sieht er Gelb gar nicht? Dann müßte die Bindung eine absolute sein. Aber in ganz seltenen Fällen, besonders am Ende seiner Flugzeit, wenn *Muscari racemosum* fast abgeblüht ist, fliegt er auch gelbe Blumen (z. B. *Ranunculus*) an, und zwar mit derselben Sicherheit. Er sieht also ganz gut das Gelb. Er reagiert nur meist nicht darauf. Wie kommt das?

Eine andere *Bombylius*-Art, *Bombylius medius*, die mit *fuliginosus* zusammen vorkommt, besucht u. a. gelbe Blumen und findet z. B. auch die Honigblüten von *Muscari comosum*, indem er sich von dem blauen Schopf, den auch er anfliegt, heruntergleiten läßt (scharf getrennt: optische Fern- und Nahwirkung). Dieser *Bombylius* nährt sich außer von Nektar auch von Blütenstaub. Ein anderer *Bombylius* dagegen, *fulvescens*, genießt wie *fuliginosus* nur Honig und ist auch wie dieser negativ stetig gegenüber Gelb. Der Zusammenhang ist folgender: In der Umgebung des *Bombylius fuliginosus* sind zufällig alle Blumen, die ihm nichts zu bieten haben, gelb. Entweder sie sind so fest verschlossen, daß ihr Nektar nur den kräftigen Hymenopteren zugänglich ist (Leguminosen), oder sie bilden keinen Nektar, sondern nur Pollen, den *fuliginosus* verschmäh. So entsteht eine Bindung an die nichtgelben Blumen, sozusagen durch eine von der Natur ausgeführte Farbendressur. Diese Bindung erspart dem Insekt viele vergebliche Anflüge, führt ihn aber gelegentlich auch an Brauchbarem blind vorbei (Compositen, Honigblüten von *Muscari*



*racemosum*). *Bombylius medius* als Pollenfresser hat dagegen keine Gelegenheit eine solche Bindung zu erwerben.

Daß es sich um Erwerbung der Bindung im individuellen Leben handelt, ist nach allem wahrscheinlich. Auszuschließen ist allerdings die Möglichkeit nicht, daß es sich um eine angeborene Reaktionsart handelt, da die Dressur nicht vor den Augen des Experimentators vor sich ging. Für Fragen der Artenstehung wäre eine Aufklärung gerade dieses Punktes ganz besonders interessant.

Im übrigen besteht der große Wert derartiger Untersuchungen für die exakte Grundlegung der Abstammungslehre darin, daß sie uns das Wirkungsgefüge im einzelnen aufdecken, das wir in seiner Gesamtheit als Anpassung bezeichnen. Das Vorhandensein solcher Anpassungen, durch die besondere Beschaffenheit des Organismus bedingter Wirkungszusammenhänge oft kompliziertester Art, die ihm die Existenz unter gegebenen Bedingungen ermöglichen, ist eine der wesentlichsten Tatsachen, deren Erklärung Aufgabe der Abstammungslehre ist. Da ist es natürlich ungeheuer wichtig zu zeigen, was tatsächlich an Erklärungsbedürftigem vorliegt. Knoll hat diese Arbeit für eine der augenfälligsten Anpassungen geleistet.

Es bleibt nun ganz unverständlich, warum er sich in einem einleitenden Kapitel aufs schärfste gegen die Verwendung des Nützlichkeits- und Zweckmäßigkeitsbegriffes in der Biologie ausspricht und das Stehenbleiben bei der kausalanalytischen Beschreibung der regelmäßigen Beziehungen der Organismen untereinander und zur Umwelt (Ökologismen) als allein wissenschaftlich hinstellt, wobei das Problem der phylogenetischen Entstehung der Ökologismen unter den Tisch fällt. Seine Untersuchungen, die eine prachtvolle exakte Bestätigung der Sprengelschen Blütenökologie darstellen, könnten eher dazu reizen, über die Zweckmäßigkeit und das haarscharfe Funktionieren aller in Betracht kommenden Organisationseigentümlichkeiten beider beteiligter Organismen erneut in Begeisterung zu geraten.

Sind aber die Bemerkungen als prinzipielle Auseinandersetzung gemeint, dann sei festgestellt, daß eine solche auf diese Weise nicht möglich ist, und Verwahrung eingelegt gegen die Art, wie bedeutungsvolle Probleme (Zweckmäßigkeit, Kampf ums Dasein, Selektion, Anpassung) beiseite geschoben werden. Das Kapitel hat lediglich den Wert eines Glaubensbekenntnisses. Sachlich darauf einzugehen würde viel zu weit führen. Nur einiges, zunächst ein mehr formaler Punkt, sei berührt. Verf. schreibt: „Mit der Frage nach der Nützlichkeit und Schädlichkeit hat sich die Naturwissenschaft einer Betrachtungsweise ergeben, die das gesamte Leben in der Natur nach dem Gesichtspunkte des Geschäftes, nach dem Profit untersucht“. Das ist tendenziöse Verschiebung eines Begriffes. Zum Geschäft gehören zwei. Wenn wir aber von der Nützlichkeit einer Organäußerung sprechen, z. B. der Gesichtswahrnehmung, die ein Tier vor dem Sturz in den Abgrund bewahrt, so fehlt jede Beziehung zu einem zweiten Wesen und es ist gewiß unsinnig, so etwas „Profit“ zu nennen. So aber und nie anders ist der Begriff der Nützlichkeit gemeint, auch in den Fällen, wo eine Schädigung eines andern Organismus damit verbunden ist (z. B. Parasitismus). Auch der Darwinismus geht von diesem Nützlichkeitsbegriff aus, bringt aber ein neues Moment hinzu, nämlich die Konkurrenz unter den verschiedenen Graden von Nützlichkeiten gleicher Art mit Sieg der größten im Sinne von Selektionswert beim Überleben in der unbarmherzigen Dezimierung durch die Gefahren des Lebens. Im Darwinschen Begriff des Kampfes ums Dasein liegt nichts Geschäftliches, eher ein sportliches Moment: Man könnte auch sagen: Wettrennen ums Leben.

Auch in dem Fall, wo man am ehesten von einem Geschäft sprechen könnte, und zwar von einem reellen, gerade bei der Beziehung von Insekten und Blumen, wird jeder einsichtige Vertreter des Nützlichkeitsstandpunktes stets sagen: Der Pflanze ist ihre Anpassung an das Insekt nützlich, dem Insekt seine Anpassung an die Blume. Er wird auch von gegenseitiger Anpassung sprechen. Er wird sich aber hüten, die Ausdrücke: Gegenseitiger Nutzen, gegenseitige Dienstleistung, Tauschgeschäft zu gebrauchen. Schon der Satz: Die Pflanze liefert dem Insekt Nahrung, dafür besorgt das Insekt der Pflanze die Bestäubung, ist falsch, weil zuviel Menschliches hineingedacht ist. Die Sache muß so ausgedrückt werden, wie ich es eingangs getan habe. Das hindert aber nicht, sondern die gewählte gesucht exakte Ausdrucksweise macht es sogar besonders deutlich, daß die Behauptung: Bau und Funktion der Blüte sind für die Pflanze (d. h. ihre Existenz), Bau und Reaktion des Insekts für das Insekt (d. h. seine Existenz) zweckmäßig oder nützlich, einen objektiven Sachverhalt beschreibt.

Beschreibt! Mehr will und kann die Zweckmäßigkeitsbetrachtung nicht geben. Sie ist eine Beschreibung des Beobachteten, die sich aus der kausalanalytischen Untersuchung ergibt und sich streng an deren Resultate zu halten hat. Eine „teleologische Erklärung“, von der Knoll sagt, daß er auf sie verzichten will, kann es gar nicht geben. Die Existenz zweckmäßiger Einrichtungen ist selbst etwas, das erklärt werden muß, ist ein biologisches Problem. Der Psychovitalismus sieht in ihnen die Auswirkung eines psychischen Prinzips, der Lamarckismus möchte es glaubhaft machen, daß sie sozusagen von selbst entstehen, passiv zwangsläufig durch Änderung der Lebensbedingungen, der Darwinismus sieht in ihrer Zweckmäßigkeit selbst die eigentliche Ursache ihrer Existenz, wodurch diese Zweckmäßigkeit zur Leitschnur der ganzen Entwicklung wird. Dadurch bekommt die Zweckmäßigkeit eine unerhörte Bedeutung. Es scheint zu genügen, daß man die Zweckmäßigkeit einer Form, einer Funktion nachweist, um zu verstehen, warum diese Form existiert. Dem ist aber nicht so. Es müßte vielmehr bewiesen werden, daß geringe Unterschiede in dieser Zweckmäßigkeit unter den besondern Lebensbedingungen des betr. Organismus genügen, eine Entscheidung über das Überleben zu treffen. Das ist nun offenbar etwas ganz anderes. Die objektive Zweckmäßigkeit (Erhaltungsgemäßheit oder wie man es nennen mag) ist in gewissen Fällen leicht einwandfrei festzustellen. Die Untersuchungen über Selektionswert dagegen sind von einer Schwierigkeit, die oft in Unmöglichkeit übergeht. Und nun sind diese beiden Zweckmäßigkeitsfragen verwechselt und vermengt worden, und der zunehmende Zweifel am Erklärungswert der Selektion hat das Interesse an der Zweckmäßigkeitserscheinung mit in den Abgrund gerissen. Zudem hat das Streben, die Entstehung möglichst aller Dinge selektionistisch zu verstehen, eine Menge gezwungener Zweckmäßigkeitsdeutungen und Nützlichkeitsvermutungen erzeugt, die ein schlechtes Licht auf die Zweckmäßigkeitsbetrachtung überhaupt geworfen haben. Gegen solche Auswüchse wendet sich auch in Wirklichkeit Knoll, wenn er gegen die Zweckmäßigkeitsbetrachtung als solche zu argumentieren glaubt.

Zur weiteren Diskreditierung des Zweckmäßigkeitsbegriffs in mechanistischen Kreisen tragen dann die eigentlichen Teleologen bei, nämlich die Vitalisten, und vor allen Dingen solche Autoren, die ohne weitere Begründung von einem „teleologischen Naturgesetz“ fabeln, wie z. B. H. Kranichfeld in dem Aufsatz: Gemeinschaftsdienliche Zweckmäßigkeit (Natw. Wochschr. 1921, S. 513).

Es ist das Schicksal der Vorstellung von der Zweckmäßigkeit in der lebenden Natur, immer wieder von Weltanschauungssystemen und naturwissenschaftlichen Glaubenslehren für sich in Anspruch genommen zu werden und sich dadurch so mit dogmatischem Stoff zu durchtränken, daß sie von den Feinden der betr. Dogmen nicht mehr von diesen unterschieden und mit ihnen ins Feuer geworfen wird. Es ist aber auch ihre eigentümliche Kraft, sich stets wieder gereinigt aus solchem Feuerbad der Kritik zu erheben, nicht weil sie anthropomorphistisch ist, wie Goebel meint, sondern weil sie der Ausdruck einer wesentlichen Eigentümlichkeit der lebenden Natur ist, die ihr vielleicht nicht allein zukommt, aber jedenfalls in einem Ausmaße, das jeden Vergleich mit ansatzweise ähnlichen Erscheinungen in der unbelebten Natur ausschließt. —

Bei alledem kann man Knoll darin vollkommen beistimmen, daß in der Blütenökologie die anthropomorphistischen Übertreibungen und das spielerische Sichgenügenlassen im Staunen über die wunderbare Zweckmäßigkeit von Einrichtungen, deren Funktionieren gar nicht wirklich untersucht worden war, einer vergangenen Periode anzugehören haben, und daß zu der morphologischen Analyse der Anpassungen, die Hermann Müllers Verdienst ist, eine mit experimentellen Methoden durchgeführte physiologische Analyse der für die beiderseitigen Anpassungen in Betracht kommenden Sinnesleistungen und Reaktionsweisen der betr. Insekten hinzutreten muß. Was Knoll uns hier als Arbeit in dieser Richtung vorlegt, ist gerade dadurch besonders wertvoll, daß es ohne theoretische Voreingenommenheit, ohne die Absicht, irgendetwas beweisen zu wollen, gewonnen wurde.

F. Süffert.

**Schegalow S.** Das Erscheinen des Gigantismus beim Hafer. Verhandlungen des Kongresses für Pflanzenzüchtung in Saratow, 1920 (russisch).

Auf der Versuchsstation für Pflanzenzüchtung des Landwirtschaftlichen Instituts Moskau wurde eine reine Linie vom Hafer kultiviert, nämlich eine Varietät von *Avena orientalis* Schreb. var. *obsuata* Al.; sie war vollkommen rein und konstant. Im Jahre 1911 hatte man drei verwandte Familien dieser Linie herangezogen, von denen zwei ganz rein und typisch hervorgetreten waren, die dritte aber 26,1% abweichende Pflanzen enthielt. Diese Pflanzen unterschieden sich durch eine Reihe ausgeprägter gigas-Merkmale, sie hatten nämlich eine doppelte Zahl Stengelknoten, sehr dicke Stengel, breite Blätter und einen etwas verzögerten Entwicklungsmodus, so daß zum Anfang der kalten Jahreszeit sie nicht imstande waren, Rispen zu bilden (siehe die Abbildungen in den Arbeiten der Versuchsstation für Pflanzenzüchtung an der Moskauer Landwirtschaftlichen Akademie Nr. 5).

Die beiden konstanten Familien blieben ganz rein und typisch in den folgenden Jahren; die normalen Pflanzen der dritten Familie erzeugten im folgenden Jahre einerseits neue normale und reine Familien, andererseits wiesen sie wieder gigas-Formen auf, deren Gesamtzahl 19,7% war. Diese Resultate wiederholten sich in den folgenden Jahren mit unveränderter Regelmäßigkeit (17,6—21,2% gigas-Pflanzen).

Durch die Kultur in engen Gefäßen in armem trockenen Boden gelang es, die mächtige Entwicklung der gigas-Pflanzen zu hemmen und Rispen an ihnen zu erhalten. Die Rispen der gigas-Pflanzen zeichneten sich durch einige abweichende morphologische Eigenschaften aus, auch zeigten sie sehr starke Begrannung (bis 98% begrannnte Ährchen) und eine sehr grobe Struktur der Grannen, die unten gedreht waren. Der Blütenstaub der

gigas-Pflanzen enthielt viele leere Pollenkörner, wodurch wahrscheinlich ihre beinahe volle Sterilität zu erklären ist; es waren nur 3—5 volle Körner an jeder Pflanze. Diese Körner hatten die typische gigas-Nachkommenschaft hervorgebracht, so daß der Gigantismus nun als ein vollkommen konstantes Merkmal erscheint.

Sicher handelt es sich um eine Mutationerscheinung, die vor unseren Augen in einer reinen Linie auftrat und dabei in einer heterozygotischen Form. Das Aussterben einer großen Anzahl von gigas-Pflanzen in ihrer frühen Entwicklungsperiode wegen ihres langsamen Wuchses erklärt uns den Grund, warum die Zahl der Giganten im Vergleich mit den theoretischen Zahlen ( $25\%$ ) niedriger ist. Es ist möglich, daß die ungewöhnlich mächtige vegetative Entwicklung im vorliegenden Falle von den Veränderungen in den Sexualorganen abhängt. — Die Untersuchungen von Frl. Dr. A. Nikolaewa zeigen, daß die Chromosomen in den Kernen von *Avena*-Giganten und bei den normalen Haferformen gleich sind.

Autoreferat.

**Nikolaewa, Dr. A. Zur Cytologie der Triticumarten.** Verhandlungen des Kongresses für Pflanzenzüchtung in Saratow, 1920 (russisch).

Die cytologischen Untersuchungen der *Triticum*-Arten bestätigten die verschiedenen Chromosomenzahlen in den vegetativen Kernen dieser Pflanzen. In Bestimmung dieser Resultate wurden die acht kultivierten *Triticum*-Arten in drei Gruppen geteilt. Die erste Gruppe, deren charakteristische Chromosomenzahl 14 ist, enthält nur eine einzige Art: *Tr. monococcum*.

*Tr. durum*, *Tr. polonicum*, *Tr. turgidum*, *Tr. dicoccum* bilden die zweite Gruppe: alle Arten haben ebenfalls 28 Chromosomen. Die letzte Gruppe enthält die höchste Chromosomenzahl, nämlich 42—44 Chromosomen. *Tr. vulgare* 42—44, *Tr. spelta* 44 und bei *Tr. compactum* habe ich auch einige Metaphasen mit 50 Chromosomen bemerkt. Es ist zu bemerken, daß so abweichende Resultate von der Schwierigkeit der Zählung großer Chromosomenkomplexe abhängig sein müssen, oder daß wir in diesem Falle eine gesammelte Art, die verschiedene Formen in Beziehung auf die Chromosomenzahl enthält, untersuchten. So war es zum Beispiel mit *Triticum fuliginosum*, das zur Gruppe *Tr. vulgare* gehört und sich durch die große Zahl der Chromosomen auszeichnet (44). Eine Form dieses Weizens, nämlich *Tr. fuliginosum* var. *persicum*, wurde von Prof. N. Vavilov genau untersucht und zeigte eine große Anzahl abweichender Merkmale, die diese Varietät der Gruppe *Tr. durum* näher brachte. Seine Chromosomenzahl war, wie auch meine Untersuchungen gezeigt hatten, 28, das heißt ganz dieselbe, die für die ganze zweite Gruppe charakteristisch ist. Auf Grundlage solcher Resultate sollte man diese Varietät als selbständige Art betrachten (*Tr. persicum Vavilovi*) und aus der Gruppe des *Tr. vulgare* ausscheiden.

Das Ziel aller Klassifikationsschemen besteht in dem Studium der genetischen Verwandtschaft, auf Grund deren die natürlichen Gruppen zu bilden sind.

Im vorliegenden Falle schließt sich den drei genetischen Untersuchungsmethoden der *Triticum*-Arten (die hybridologische Methode von Tschermak, die serologische von Zade und die Immunitätsmethode von Vavilov) die vierte, cytologische Methode an.

Die völlig übereinstimmenden Ergebnisse der vier verschiedenen Methoden bestätigen um so mehr die Richtigkeit der gewonnenen Resultate.

Schema der Klassifikation der *Triticum*-Arten.

nach Tschermak	nach Zade	nach Vavilov	nach der Chromosomenzahl
I. <i>Tr. monococcum</i>	<i>Tr. monococcum</i>	<i>Tr. monococcum</i>	14
II. <i>Tr. durum</i>	<i>Tr. durum</i>	<i>Tr. durum</i>	28
<i>Tr. turgidum</i>	<i>Tr. turgidum</i>	<i>Tr. turgidum</i>	28
<i>Tr. polonicum</i>	<i>Tr. polonicum</i>	<i>Tr. polonicum</i>	28
<i>Tr. dicoccum</i>	<i>Tr. dicoccum</i>	<i>Tr. dicoccum</i>	28
III. <i>Tr. vulgare</i>	<i>Tr. vulgare</i>	<i>Tr. vulgare</i>	42—44
<i>Tr. spelta</i>	<i>Tr. spelta</i>	<i>Tr. spelta</i>	44
<i>Tr. compactum</i>	<i>Tr. compactum</i>	<i>Tr. compactum</i>	50

Autoreferat.

**Nikolaewa, Dr. A. Zur Kenntnis der Chromosomenzahl in der Gattung *Avena*.** Verhandl. des Kongresses für Pflanzenzüchtung in Saratow, 1920 (russisch).

Die cytologischen Untersuchungen in den Wurzeln von *Avena* haben einen wesentlichen Unterschied in der Chromosomenzahl bei den verschiedenen *Avena*-Arten gezeigt: In Übereinstimmung mit dem Klassifikationsschema von Trabut *Avena brevis*, *Av. strigosa* und *Avena nuda biaristata* müssen diese von den anderen Arten scharf abgesondert werden: die oben erwähnten Arten haben 14—16 Chromosomen, während die anderen *Avena*-Arten, *Av. sterilis*, *Av. Ludoviciana*, *Av. byzantina*, *Av. fatua*, *Av. nuda (inermis)* eine größere Chromosomenzahl aufweisen, nämlich 42—48. Es ist zu bemerken, daß der kleine nackte und der große nackte Hafer (*Av. nuda biaristata* und *Av. nuda inermis*) auf Grund einiger allgemein morphologischer Eigenschaften bis jetzt in ein und derselben Gruppe vereinigt waren, obgleich auch die beiden Unterarten sich ansehnlich in verschiedenen Beziehungen unterscheiden.

Von besonderem Interesse war die cytologische Untersuchung und eingehende Prüfung der Kerne bzw. Chromosomenkomplexe, indem man den Kern als Träger erblicher Eigenschaften erwägt und die ganze Summe solcher Merkmale als äußerliche Form (Habitus) der Pflanzen ins Auge faßt.

Auch möchten die cytologischen Forschungen einige Seiten der phylogenetischen Fragen aufklären. Und die Möglichkeit einer solchen cytologischen Bestätigung der morphologischen Klassifikation würde auch ihrerseits für uns eine wichtige und bedeutende Tatsache sein.

Wie schwierig es bis auf den heutigen Tag erscheint, die Chromosomenzahl bei manchen unserer Getreidearten (*Avena*, *Triticum*) festzustellen, das beweisen zur Genüge die verschiedenen Resultate, die über diese Zahlen bestehen und von verschiedenen Forschern verteidigt werden (Bally, M. Koernicke, Nakao, Sakamura). Die bedeutende Länge der Chromosomen und ihre große Anzahl bringen große Schwierigkeiten für genaue Bestimmungen der Chromosomenkomplexe mit sich.

Es handelt sich nach der vorhergehenden Darlegung darum, genaue cytologische Untersuchungen durchzuführen und die Chromosomenzahl der verschiedenen Haferarten festzustellen.

Als Material für die vorliegenden Untersuchungen dienten die Wurzelspitzen der verschiedenen *Avena*-Arten. Die Metaphasen der verschiedenen vegetativen Kernteilungen wiesen verschiedene Chromosomenzahlen auf.

Die erste Gruppe enthält die Arten: *Av. sterilis*, *Av. Ludoviciana*, *Av. byzantina*, für die 44 Chromosomen charakteristisch sind.

In den Kernplatten der zweiten Gruppe, *Av. fatua*, *Av. sativa*, *Av. nuda inermis*, sind 48 Chromosomen vorhanden.

Und die letzte Gruppe hat eine niedrige Chromosomenzahl, nämlich 14, *Avena brevis*, *Ac. strigosa*, *Av. nuda biaristata*, *Av. clauda*, *Av. pilosa*.

*Av. barbata* nimmt eine intermediäre Stellung ein — 32 Chromosomen.

Das sind die Ergebnisse der bisherigen Untersuchung. Aus ihnen kann man folgende Schlüsse ziehen: Die steigende Schwierigkeit bei der Zählung großer Chromosomenkomplexe zwingt uns eigentlich, zwei scharf begrenzte cytologische Gruppen der Haferarten zu unterscheiden. Die eine umfaßt die beiden ersten Gruppen von dem Trabut-Schema.

Die Hybridisationsmöglichkeiten zwischen den Repräsentanten jeder Gruppe wie auch zwischen den beiden ersten Trabut-Gruppen sind leicht zu fassen. Es gibt keine bedeutenden Kernverschiedenheiten in oben erwähnten Arten, und die Kerne, die beinahe die gleiche Chromosomenzahl enthalten, können einen neuen stabilen Kern bilden.

Die zweite cytologische Gruppe enthält die Arten *Av. brevis*, *A. strigosa*, *A. n. biaristata*, d. h. die dritte Trabut-Gruppe, deren allgemein charakteristische Chromosomenzahl — 14. Der Erfolg der Hybridisationsversuche zwischen allen diesen Arten hängt von der Identität der Kernkonstruktion ab und diese letzte Darlegung bestätigt auch die genetische Verwandtschaft der erwähnten Arten. Andererseits ist das Mißlingen der Hybridisationsversuche bei diesen und anderen Gruppen jetzt leicht zu verstehen wegen ihrer Kernverschiedenheiten, und das bestätigt ihre isolierte Stellung.

*Av. nuda inermis* und *Av. nuda biaristata* müssen in verschiedene Gruppen gestellt werden: der große nackte Hafer mit 48 Chromosomen und der kleine nackte Hafer mit 14 unterscheiden sich so wesentlich voneinander, daß eine dauernde Vereinigung der elterlichen Kerne (bezw. Chromosomenpaarung) im Prozeß der Kreuzung ausgeschlossen sein dürfte.

Das ist der Grund, weshalb man bis jetzt keine Hybriden zwischen diesen Arten bekommen hat. Ihre genetische Verschiedenheit äußert sich auch in sichtbarer Unähnlichkeit der Kernkonstruktionen, welche durch die verschiedenen Chromosomenkomplexe in die Augen fällt.

Die intermediäre Stellung der *Av. barbata* zwischen diesen beiden Gruppen im Vergleich mit den anderen Haferarten stimmt mit ihrem mittleren Chromosomenkomplex (32) überein.

Autoreferat.

### **Klatt, B. Studien zum Domestikationsproblem. Untersuchungen am Hirn.** Bibliotheca Genetica, Band II, Leipzig, Borntraeger 1921.

In allgemeinen methodischen Vorbemerkungen wird die Bedeutung von Geschlecht, Alter, Rasse, Größe und allgemeinem Körperzustand für die Verhältnisse des Canidenhirnes erörtert, denn erst nach Ausschaltung der durch diese Ursachen bedingten Veränderungen werden die durch die Ursache „wild und zahm“ erfolgenden Veränderungen erkannt werden können. Durch Vergleich von Tieren (Caniden) gleichen Geschlechtes, gleicher Rasse und gleichen Alters (dessen Feststellung meist nur annähernd möglich war) werden die 3 ersten Faktoren ausgeschaltet, zudem ist der Einfluß von Alter und Rasse

lange nicht so groß wie der von Geschlecht und Größe. Die beste relative Größenordnung bekommt man durch bewertende Abschätzung der Schädelgröße, die beste absolute, zahlenmäßige durch den Schädelumfang (und die Hirnlänge). Bei der allgemeinen Körperbeschaffenheit endlich ist der Ernährungszustand speziell bei oder nach Krankheiten zu berücksichtigen.

Im 1. Hauptteil werden die metrischen Befunde referiert: Hirngewicht und -größe (auf diese aus der Schädelkapazität geschlossen) der großen Haushunde sind beträchtlich geringer, die der kleinen beträchtlich größer als bei wilden, nahe verwandten Formen (Wolf bzw. Schakal). Hypothetische Erklärung dafür: zunächst Abnahme der Hirnmasse in der Domestikation, dann (im Gegensatz zu den übrigen Haustieren) allmählich wieder Zunahme des Stirnhirns, das mit fallender Größe langsamer abnimmt als die übrigen Hirnteile. Teilwägungen am Gehirn zeigen, daß weder Größe noch Geschlecht einen Einfluß auf den Größenanteil des Stirnhirns am Gesamtgroßhirn haben, daß aber die Wildformen Wolf und Schakal einen kleineren Stirnhirnanteil haben als der Hund. Die Haushunde haben also mehr Stirnhirn als die verwandten Wildformen und doch ist diese Zunahme zur Erklärung der obigen Befunde nicht groß genug „es ist und bleibt das Großhirn als Ganzes, welches die Kurve in erster Linie erklärt.“ Auch der 2. Teil der Annahme, daß nämlich das Stirnhirn mit fallender Größe langsamer abnimmt als die übrigen Hirnteile, stimmt nach diesen Wägungen nicht für den Hund, dafür aber für Wolf und Schakal: „beim Hund hat die übrige Hauptmasse des Hirns dasselbe langsamere Abnahmetempo angenommen, welches beim Wildhund der Stirnteil des Großhirns aufweist“.

Im 2. Hauptteil wird über die morphologischen Befunde berichtet: nach einer Besprechung der Morphologie des Canidenhirnes, seiner Artunterschiede und einem 12 Seiten langen Kapitel über die Bedeutung der Oberflächenmorphologie des Großhirns, das — auch historisch gründlich durchgearbeitet — für den Morphologen und Physiologen in gleicher Weise von großem Interesse ist, wird zunächst der Einfluß von Größe, Geschlecht, Rasse, Alter und „unbekannten Ursachen“ auf die (grobe) Hirnmorphologie der Caniden besprochen. Der Größeneinfluß macht sich viel stärker und deutlicher in der allgemeinen Hirnform als am Furchenreichtum geltend, das Geschlecht wirkt nur indirekt über die Größenunterschiede, Rassenverschiedenheit äußert sich sowohl bei der allgemeinen Hirnform als beim Furchenverlauf, Altershirne zeigen schmale gyri und oberflächlich weite Furchen und „unbekannte Ursachen“ endlich bedingen zwei Gehirn-„Ausgaben“: eine grobe „holzschnittartige“ mit weiten Furchen, starkgewölbten Windungen, wenig oder fehlenden sekundären Furchen und Gefäßlinien und eine „lithographieartige“, gegenteilige. In all diesen oft sehr ausführlichen Kapiteln finden sich interessante Ausblicke auf die menschliche Anatomie und Anthropologie. Nach Abhandlung der genannten Faktoren werden auf 17 Seiten die durch die Faktoren „wild und zahm“ bedingten morphologischen Unterschiede besprochen. Die vordere Hirnhälfte, insonderheit das Stirnhirn ist bei der zahmen gegenüber der wilden Form vergrößert, die hintere Hälfte verkleinert, die Scheitelgegend bei beiden Formen gleich stark entwickelt. Es findet sich größerer Furchenreichtum der vorderen Region, besonders des Stirnhirns beim Hund. Auch Unterschiede der Windungen kommen vor.

Die theoretischen Erörterungen des 3. Hauptteiles beschäftigen sich zunächst mit den Unterschieden zwischen wild und zahm vom Standpunkt der Lokalisationslehre aus. Die Verlustgebiete am Hundehirn betreffen die



Selbsphäre und das Riechgebiet, die Gewinngebiete das frontale und parietale Assoziationszentrum. Im ganzen also „Zunahme der Assoziations-, Abnahme der Projektionszentren“. Dann folgt eine Kritik der (obenerwähnten) theoretischen Grundauffassung, die jetzt dahin zu modifizieren ist, daß nicht das Stirnhirn, sondern die Assoziationszentren es sind, welche, beim Haushund sekundär stärker vermehrt, eine mit der Größe langsamere Zu- und Abnahme zeigen als die übrigen Hirnbestandteile und so die gegenüber wilden Formen größeren Hirne bei kleinen Hunden erklären. Dieser Auffassung steht als prinzipiell verschieden die Duboissche gegenüber, mit der sich Klatt sehr eingehend, aber m. E. stilistisch nicht immer klar verständlich auseinandersetzt. Nach Dubois kann „die Disproportionalität zwischen Körpermasse und Muskelkraft, welche bei größeren Tieren im Verhältnis zu kleinen notwendig entstehen muß“ auf zweierlei Weise beseitigt werden: durch Vermehrung der Muskelmasse oder Vergrößerung der Längendimensionen des größeren Tieres. Im ersten Falle kommt es zugleich zu einer Vermehrung der Nervenzellen und damit zu einer Vergrößerung des Hirnes, im letzteren nicht. Bei verschiedenen großen Individuen soll der letztere Weg eingeschlagen werden, die großen Individuen sind schlank gebaut, bei verschiedenen Arten aber der erstere Weg, die großen Formen sind etwas gedrungen gebaut als die kleinen. Diese Theorie würde die Hirnunterschiede wilder und zahmer Caniden nur erklären können, „wenn nicht bloß bei großen Hunden eine größere Schlankheit des Baues als beim gleichgroßen Wildhund, sondern nur wenn auch zugleich beim kleinen Hund umgekehrt eine stärkere Gedrungenheit als beim gleichkleinen Wildhund festgestellt werden könnte“. Nun kommt es aber in der Domestikation unabhängig von der Größe zur Verkürzung von Längendimensionen, auch wäre nicht erklärt, warum es gerade die Sinneszentren sind, welche beim Haushund abnehmen (Klatt). Daß aber die Komponente „Körper“ und die evtl. resultierende physiologische Gehirnbeeinflussung noch genauer vergleichender Studien bedarf, wird auch von Klatt zugegeben und betont. „Bis dahin aber“ glaubt er, werde seine Theorie „noch am besten den Tatsachen gerecht.“ Es folgt ein Abschnitt: Domestikationsergebnisse und Anthropologie. Unter Anlehnung an Gedankengänge der unten referierten Arbeit wird zunächst die Parallelität menschlicher und tierischer Eigenarten als aus dem beiderseitigen Domestikationszustand entstanden betont. Mit dem Canidenhirn parallele Wild- und Zahm-Unterschiede am Primatenhirn sind: stärkere Variabilität und Unterentwicklung des menschlichen Okzipitallappens gegenüber dem Affen; geringeres Hirngewicht und gröbere Holzschnittaussage des Neger- gegenüber dem Europäerhirn; größerer Furchenreichtum beim Europäer als beim Neger, dem Menschen als beim Affen; Auflösung einheitlicher Affen-Furchen in mehrere Menschen-Furchen; größere Übereinstimmung beider Hemisphären bei Affen (und Wildhunden) als beim Menschen (und Haushunden), wo sich oft weitgehende Unterschiede beider Hemisphären finden. Der letzte Abschnitt: die Verschiedenheit der Hirne und die Frage der Erbllichkeit, der hier ja das Hauptinteresse beansprucht, umfaßt nur 4 Seiten, nimmt Gedankengänge aus der unten referierten Arbeit vorweg, bringt aber keine bestimmte Stellungnahme.

Im ganzen handelt es sich um eine Abhandlung, die durch die vorbildliche methodologische Bearbeitung des schönen Materiales, durch völlige, auch historische Literaturbeherrschung, durch den Gedankenreichtum, der aus ihr spricht, und die neuen Gesichtspunkte und Wege die sie weist, imponiert.

F. Wagenseil, Freiburg i. Br.



**Klatt, B. Mendelismus, Domestikation und Kraniologie.** A. f. Anthr. Neue Folge, Band XVIII, Heft 3 und 4.

Der erste Teil der Arbeit bringt auf 9 Seiten eine sehr ausführliche Zusammenfassung der Grundlagen, der Methodik, der Grenzen und Möglichkeiten des Mendelismus, die aus den (zitierten) vererbungstheoretischen Lehrbüchern zusammengestellt zwar dem Fachmann nichts Neues gibt, die aber doch eine (vielleicht stilistisch nicht immer glückliche) sehr gute Übersicht über das Gesamtgebiet ermöglicht. Die folgenden Seiten beschäftigen sich mit dem Problem der Domestikation im allgemeinen. Die meisten Mutanten treten ja erst in diesem Zustand auf, was „von den meisten Vererbungsforschern gar nicht beachtet wurde“. Es werden verhältnismäßig wenige erbliche Abänderungen, „potentiell“ schon im Wildtier vorhanden, durch die Bedingungen der Domestikation „aktualisiert“ und dies in gewisser Parallelität bei verschiedenen systematischen Gruppen. Die Bedingungen: künstliche Zuchtwahl und Kreuzung verschiedener Rassen erklären nicht genügend diese Tatsache der „Parallelität der Keimplasmavariationen“ verschiedener systematischer Gruppen (Seidenhaar — Seidenfeder, Lockenhaar — Lockenfeder, Strupphaarigkeit — Struppgefieder, große, schlappe Ohren, Schwanzlosigkeit, Teckelbeinigkeit). Klatt nimmt an, daß es infolge der „Intensität der Abänderung vom Naturzustand“ „in allen Plasmen sich abspielende physiologische Fundamentalvorgänge“ sind, welche die Mutanten entstehen lassen (wichtiges Arbeitspostulat: Studium der Parallelvariationen bei verschiedenen Arten.) Der letzte Teil der Arbeit bringt Klatts Ansichten über die Bedingungen einer „kausal vertieften Kraniologie, ihre Forschungsmöglichkeiten und Methoden nicht bloß im Hinblick auf das Domestikationsproblem“. Nach Aufzeigung der (auch äußeren) Schwierigkeiten der experimentellen Methoden legt er in überzeugender Weise Wert und Wichtigkeit der physiologisch-ökologischen Forschung dar, die ja zunächst für den radikalen Mendelisten von zweifelhaftem Wert erscheinen muß (Unmöglichkeit der Unterscheidung von Modifikationen und Mutationen). Die 3 formbestimmenden Grundfaktoren sind: Größe (Wichtigkeit genauer metrischer Untersuchungen!), Geschlecht und Wuchsform (langer, schlanker und kurzer, gedrungener Typ), ihre Wirkungsweise auf die verschiedenen Schädeltypen muß erforscht werden. Da wir aber Verschiedenheiten im Wirkungsgrade der 3 Faktoren erst erkennen können, wenn wir ihre Einzelwirkung kennen, und da wir beides am gleichen Material feststellen müssen, „scheint die Aufgabe einer solchen physiologischen Analyse vielleicht manchem unlösbar“. Klatt glaubt aber doch — wohl mit Recht — daß wir durch gründliche und kritische Studien an verschiedenen Schädeltypen und dadurch mögliche Vergleiche schließlich zu einer „für immer feinere Einzelheiten wichtigen Erkenntnis der physiologischen Gesetzmäßigkeiten im Bau des Schädels gelangen werden“. Die gedankenreiche und anregende Arbeit bringt vieles und wird so Allen etwas bringen.

F. Wagenseil, Freiburg i. Br.

**Tendeloo, N. Ph. Konstitutionspathologie und Erbllichkeit.** Berlin, Julius Springer 1921. 32 S.

T. geht von dem Grundgedanken aus, daß wir, auch wenn uns die Kenntnis der Zelle alle mikrofunktionellen Geheimnisse enthüllt hätte, von den eigentlichen ursächlichen Bedingungen der krankhaften Schädigungen noch nichts wissen würden. So wichtig die rein „atomistische“ „Durchforschung“ sei: so rächt sich die Vernachlässigung des Ganzen durch Schwanken und

Irrtum in unserem biologischen Denken. Jede Wirkung wird durch eine Konstellation qualitativ und quantitativ genau bestimmter Faktoren bedingt. Jeder einzelne Faktor ist unentbehrlich — darum müssen wir die ganze Konstellation im Auge behalten. Es müßte somit unser Ziel sein sämtliche Faktoren genau quantitativ und qualitativ festzustellen. Mit deren Summe ist es aber nicht getan: sondern wesentlich ist die einseitige oder gegenseitige Beeinflussung der Faktoren untereinander. Denn nie ist ein Faktor der gleiche, immer hat er nur relative Bewertung je nach der Konstellation, an der er teilnimmt. So gewinnt er seinen richtigen Wert nur im Zusammenhange mit der Kenntnis der Konstellationswirkung im Ganzen. Gestört wird man hierbei oft dadurch, daß sich einzelne Faktoren über Gebühr in den Vordergrund drängen. — Die Konstellation sämtlicher reiner Eigenschaften des Ganzen nennt T. die Konstitution. Er entfernt sich hiermit von der rein genotypischen Definition der Konstitution. Für die Krankheitsforschung kommt man nicht mit Einzelsymptomen der Reaktionen „spezifischer“ Art aus: die Diagnose kann nur im Durchschauen der Konstellation gegeben sein.

Poll-Berlin.

**Frets, Dr. G. P. Heredity of Headform in Man.** 193 S. mit 16 Tafeln und 9 Diagrammen. Haag 1921. Nijhoff. 12 Gulden.

Frets kommt auf Grund von Messungen an 3600 Mitgliedern von 360 Familien zu dem Schlusse, daß die Kopfform in erster Linie durch die Erbmaße bestimmt werde, daß daneben aber auch äußere Einflüsse mitspielen. Die meisten Erbanlagen, welche Brachykephalie bedingen, scheinen sich mehr oder weniger dominant zu verhalten, doch kommt wahrscheinlich auch intermediäres Verhalten vor; mikrobrachykephale Formen scheinen sich rezessiv zu verhalten. In Frets' Material waren die brachykephalen Köpfe im Durchschnitt ein wenig kleiner als die dolichocephalen; das ist besonders deshalb bemerkenswert, weil auf Grund unvorsichtiger deduktiver Überlegungen öfter das Gegenteil behauptet worden ist.

Die Klarstellung der Frage, inwieweit die Kopfform erblich bedingt ist und inwieweit nicht, ist eigentlich eine unerläßliche Voraussetzung ihrer Verwendung als Rassenmerkmal, und die Kopfform ist ja bekanntlich in ausgiebigster, oft voreiliger und einseitiger Weise für die Systematik der Menschenrassen gebraucht worden. Wenn man „Rassen“ aufstellt, so will man dabei natürlich nicht Gruppen von Menschen, die infolge äußerer Einflüsse ähnlich sind, sondern solche, die auf Grund gemeinsamer Erbanlagen gleichartig oder ähnlich sind, erfassen. Daher hat die Anthropologie der Zukunft m. E. die Wissenschaft von den erblichen Unterschieden der Menschen zu sein; und dafür liefert die Arbeit von Frets einen grundlegenden Beitrag, der auch das Interesse des allgemeinen Erbllichkeitsforschers verdient.

Ursprünglich ist die Arbeit in der holländischen Zeitschrift für Erbllichkeitsforschung „Genetica“ erschienen. Lenz-München.

1. **Meirowsky, E. Über die Entstehung der sogenannten kongenitalen Mißbildungen der Haut.** Sonderdruck a. d. Arch. f. Dermatologie und Syphilis, 192 S. 70 Abb. Verl. W. Braumüller, Wien und Leipzig, 1919.
2. **Meirowsky und Leven, Tierzeichnung, Menschenscheckung und Systematisation der Muttermäler.** Ein Beitrag zur vergleichenden Morphologie der Haut, 79 Seiten, 283 Abb. im Text u. auf 19 Tafeln. Verlag Julius Springer, Berlin 1921.

Die angeborene Anomalie der Haut, die man als Muttermal (*naevus*) bezeichnet, kann sich auf die Hornbildung (*naevus verrucosus*), die Pigmentierung (*n. pigmentosus* bzw. *depigmentosus*), die Behaarung, die Drüsenbildung und die Gefäßbildung (*n. flammeus*) beziehen. Von Anomalien der gesamten Hautdecke gehören hierher: Albinismus, Atrichie, Hypertrichosis, Hypotrichosis, allgemeiner Mangel an Schweißdrüsen, an Talgdrüsen. Bei den unschriebenen Muttermälern ist seit langer Zeit der Umstand aufgefallen, daß ihrer Lokalisation eine geheime Gesetzmäßigkeit innezuwohnen scheint. Sie treten mit Vorliebe an bestimmten Stellen auf (z. B. am Kopf in der Stirnmitte oder in der Augengegend), sie treten am Rumpfe und an den Gliedmaßen häufig linienförmig (*n. linearis*) auf und die Linien, in denen sie dann verlaufen, lassen sich zu einem regelrechten System zusammenordnen, das den Körper überzieht. Die Linien dieses Systems verlaufen im allgemeinen am Rumpf gürtelförmig mit eigenartigen Biegungen in der Axillarlinie, an den Gliedmaßen in der Längsrichtung.

Diese Erscheinung wird von der Dermatologie als „Systematisation“ der Muttermaler bezeichnet.

Man hat auf verschiedene Weise versucht, diese seltsame Tatsache mit andern Tatsachen zusammenzubringen, sie auf anatomische und entwicklungsgeschichtliche Verhältnisse zurückzuführen. Für die Entstehung der Gefäßmaler ist der mechanische Druck seitens des mütterlichen Beckens verantwortlich gemacht worden. Die häufige Übereinstimmung mit der Lage der embryonalen Gesichtsspalten hat Virchow veranlaßt, für die Ätiologie der Gefäßmaler eine „fissurale“ Theorie aufzustellen, die von andern auch auf die übrigen Naevusarten übertragen wurde.

Die „neurogene“ Theorie geht von der Ähnlichkeit der linearen Mäler in Verlauf und Ausdehnung (oft halbseitig) mit manchen erworbenen Hautkrankheiten, z. B. der Gürtelrose, aus, die nachweislich auf einer Erkrankung der Spinalganglien beruhen.

Als weitere Liniensysteme kommen Lymphbahnen und Blutgefäße in Betracht. Sie zeigen keine Übereinstimmung mit den Streifenmälern. Dagegen besteht wenigstens eine teilweise Übereinstimmung in der Verlaufsrichtung der Naevi mit den Langerschen Spaltrichtungen der Haut, die der Ausdruck des Verlaufs der Faserbündel im Bindegewebe sind, ferner mit den Haarströmen, aber auch mit den Linien, in denen Haarströme verschiedener Richtung zusammentreffen oder divergieren, mit den Haarwirbeln und dergl. und schließlich mit den sogenannten Voigtschen Linien, die Grenzlinien der einzelnen Hautverästelungsgebiete der Hautnerven darstellen.

Der naheliegende Gedanke an ein metameres System ist jedoch abzulehnen, da es eine der Körpermetamerie entsprechende Hautmetamerie nicht gibt.

Die vorher genannten Systeme, Langersche Spaltrichtungen, Voigtsche Linien, Haarströme, zeigen manches Gemeinsame und alles weist darauf hin, daß sie irgend etwas mit dem Wachstum der Haut zu tun haben. Dem Ref. scheint daher ein gründliches Studium der Wachstumsvorgänge an der embryonalen Haut dringendste Aufgabe der Naevusforschung zu sein.

Verf. verfolgt jedoch diese Linie nicht. Er schließt, daß die entwicklungsgeschichtlichen Erklärungen, weil sie zwar jeweils für gewisse Fälle genügen, jedoch keine Generalisation erlauben, sämtlich für die Ätiologie der Naevi unbrauchbar sind, und sucht nach einem übergeordnetem Prinzip. Dabei greift er nach einem Prinzip, das zwar an Allgemeinheit nichts zu wünschen übrig läßt, dafür aber den Nachteil hat, daß es nichts mehr erklärt: Er sucht die Ursache der Naevi in Veränderungen des Keimplasmas,

indem er den Satz zugrunde legt, daß „im Keimplasma die Grundbedingungen für die zukünftige Ausgestaltung des Hautorgans liegen müssen“. Zu diesem Satz, der im Grunde nichts anderes bedeutet, als daß die Eigenschaften der Hautdecke und die Lokalisation ihrer Differenzierungen vererbt werden, gelangt der Verf. durch einen umständlichen Beweisgang. Er geht aus von der Weismannschen Determinantenlehre, gibt dann einen Abriss des Mendelismus. Dann tritt er in eine „vererbungswissenschaftliche Analyse der Haut“ ein. Er betrachtet der Reihe nach die verschiedenen Bausteine der Haut, Hornsubstanz, Haare, Pigment und untersucht sowohl entsprechende Differenzen in der Gesamtbeschaffenheit der Haut, als auch lokalisierte Differenzierungen erstens als artfeste, d. h. erbliche Eigenschaften, zweitens auf das Vorkommen erblicher Abänderungen, d. h. Rassenbildung, drittens auf ihr mendelndes Verhalten im Bastardierungsexperiment, alles, um zu beweisen, daß die Ursachen im Keimplasma liegen. (Das braucht aber nicht bewiesen zu werden, sondern es ist mit der Aussage „erblich“ identisch).

Auf diese Tatsachen: 1. daß die Ausbildung der einzelnen Bausteine der Haut auf bestimmten Genen des Keimplasmas beruht, 2. daß die Lokalisierung der Differenzierungen innerhalb der Hautdecke keimplasmatisch angelegt ist, gründet Verf. seine „Erklärung“ der Naevi, deren keimplasmatische Anlage ebenfalls sich aus ihrer Ererblichkeit ergeben soll (das für diesen entscheidenden Punkt beigebrachte Material ist mehr als dürftig), indem er annimmt, daß durch eine Veränderung des normalen Keimplasmabildes eine abnorme Beschaffenheit der Haut entsteht. So entstehen durch Veränderung der gesamten Hautanlage „universelle Geno-Dermatosen“, durch die Veränderung der Gene einer bestimmten Hautstelle „zirkumskripte Genodermatosen“ mit erblicher Lokalisation.

Die „systematisierten Genodermatosen“ werden verständlich, wenn man annimmt, „daß gewisse Hautpartien in toto keimplasmatisch angelegt sind. Dadurch, daß die zu ihnen gehörigen Erbeinheiten, die die Bildung des Pigmentes, der Haare, der Gefäße bedingen, verändert sind, kann es innerhalb der gleichen Lokalisation zu einem anormalen Aufbau der Haut, zu einem Naevus pigmentosus, depigmentosus, flammeus kommen, je nachdem die Erbeinheiten im Keimplasma verändert sind, die Pigmentierung, Pigmentlosigkeit, Gefäßneubildung etc. hervorrufen“.

Daß es solche Hautbezirke gibt, die als Einheit vererbt werden, geht besonders deutlich daraus hervor, daß systematisierte Muttermaler an derselben Stelle liegen können, wo bei Menschenschecken, ja sogar bei Tierschecken die weißen Abzeichen liegen, z. B. in der Stirnmitte.

Der Verf. sieht in dieser Projektion der gesamten Naevuserscheinungen auf die terra incognita des Keimplasmas seltenerweise eine Erklärung der Naevi, die er den „Erklärungen aus der Entwicklungsgeschichte“ gegenüberstellt, während er das, wofür die verworfenen Theorien eine Erklärung zu geben sich bemühen, vollständig im Dunkeln läßt, nämlich gerade die „Entstehung“ der Naevi. Im Begriff des Gens steckt doch nur die Vorstellung der Anlage, nicht die der Entwicklung der Anlage. Sagt doch der Verf. selbst: „Ein solcher Vorgang (Naevusbildung) ist ebenso sehr oder ebenso wenig verständlich, wie beim Rinde die exzessive Hornbildung, beim Hahn die exzessive Gefäßentwicklung am Kamm, beim Affen die exzessive Entwicklung des kollagenen Gewebes an den Gesäßschwien. Wir können und müssen uns zunächst mit der einen Annahme begnügen, daß die letzten Ursachen aller dieser Erscheinungen im Keimplasma liegen und auf besonderen

Erbeinheiten beruhen, ohne daß es uns möglich ist, irgend etwas darüber auszusagen, wie die Faktoren wirken und wie sie zusammengesetzt sind, um ein exzessive Produktion einzelner Elemente der Haut hervorzurufen. Die hier sich abspielenden Vorgänge bleiben Rätsel und in tiefes Dunkel gehüllt.“

Hätte Verf. daraus geschlossen, daß also die Entstehung der Naevi und der übrigen lokalisierten Hautdifferenzierungen auf der Stufe der Organbildung stehen, wo sowohl das Differenzierungs- als auch das Lokalisationsproblem unserm Verständnis erhebliche Schwierigkeiten entgegenstellen, so wäre das nicht verwunderlich. Stattdessen stellt er seine keimplasmatische Erklärung der Naevi den Erklärungen aus der Entwicklungsgeschichte gegenüber.

Das wird verständlich, wenn man beachtet, daß Verf. auf dem Boden der Weismannschen Determinantenlehre steht, und daher mit dem Begriff der Determinante, die er ohne weiteres auch Gen nennt, dennoch eine bestimmte Vorstellung von seiner Wirksamkeit, d. h. vom Vorgang der Entwicklung verbindet, nämlich die präformationistische Weismanns. Eine „Entstehung“ einer Eigenschaft ist nach ihr eigentlich gar nicht nötig, sondern nur eine „Entwicklung“; denn nicht nur jede Zelle, sondern jede ihrer Eigenschaften und Teile hat im Keimplasma einen Repräsentanten. Verf. betont auch immer wieder, daß jede noch so kleine Körperstelle in bezug auf die Zusammensetzung aus den einzelnen Bestandteilen der Haut keimplasmatisch angelegt ist. „Es müssen für die betr. Körperstellen und für die betr. Bausteine der Haut (Haare, Blutgefäße, Hornsubstanzen usw.) besondere Erbeinheiten vorhanden sein, die nur an diesen Körperstellen die typische Veränderung hervorrufen.“

Aus diesen präformationistischen Vorstellungen heraus hat der Verf. kein Verständnis für die Bemühungen anderer, die Sache epigenetisch zu erklären, d. h. die vorliegenden Differenzierungen als abhängig von andersartigen Differenzierungen durch das konstellative Zusammentreffen verschiedener Kausalreihen zu verstehen und so das Unerklärbare einen Schritt weiter zurückzuschieben. Das ist Phänogenetik, die sich bemüht, die formalistische Faktorenforschung durch kausale Erkenntnis zu ergänzen.

Immerhin ließe es sich hören, wenn jemand mit guten Gründen behauptete: Die Lokalisation in der Haut entsteht völlig autonom und entzieht sich gänzlich der Erklärung. Davon ist aber Meirowsky weit entfernt. Er findet in der Präformation eine vollgültige Erklärung.

Übrigens ist er nicht ganz konsequent, indem er zuletzt doch wieder epigenetischer Anschauung Raum gibt, in der Auffassung des Verlaufs der lineären Naevi als „Wachstumsrichtungen der in dem primären Entoderm oder Mesoderm durch eine fehlerhafte keimplasmatische Anlage veränderten Bezirke“, wodurch auch das vielfach beobachtete Zusammenfallen dieser Naevi mit der Richtung der Haarströme sich erklärt.

In der zweiten Arbeit (Meirowsky und Leven 1921) wird die bereits in der ersten betonte Analogie zwischen Naevussystematisation und Tierzeichnung dazu benutzt, eine Erklärung für das Liniensystem zu finden, innerhalb dessen die systematisierten Naevi auftreten, indem es als von tierischen Ahnen ererbt aufgefaßt wird. Zu diesem Zweck wird an Hand eines sehr umfangreichen Materials, das in 264 Abb. dargeboten wird, eine eingehende Vergleichung durchgeführt zwischen Tierzeichnung, Tierscheckung, Menschen-scheckung und Naevi verschiedener Art, wobei tatsächlich die Analogien häufig in die Augen springen (besonders wieder bei der Kopfzeichnung: Blesse), während man andererseits häufig den Eindruck hat, als werde Heterogenes

auf gleiche Stufe gestellt, oder als würden ausgewählte zufällig analoge Einzelfälle nebeneinander gestellt. Hauptsächlich ist eines einzuwenden. Es werden gescheckte Menschen mit gescheckten Tieren verglichen, jeweils die einzelnen Scheckungsformen untereinander: Rückendecken, Schwimmhosenformen, Akromelanismus, abwechselnd weiße und schwarze Zehen am selben Fuß und andere Details. Es werden ferner gefleckte Menschen mit gefleckten Tieren verglichen, gesprenkelte Menschen mit gesprenkelten Tieren. Ferner streifenförmige Naevi mit den Zeichnungstreifen entsprechender Tierarten, lokaler Albinismus einer Augenbraue mit der weißen Braue eines entsprechend gezeichneten Affen. Es läßt sich auf jeden Fall abnormer Zeichnung beim Menschen ein entsprechender Fall normaler Zeichnung bei irgendeiner Tierart oder Rasse finden. Das ist gewiß sehr interessant. Denn es weist darauf hin, daß die formalen Möglichkeiten der Zeichnungsbildung hier wie dort die gleichen sind, daß also wahrscheinlich auch die Bedingungen und die Prozesse, auf Grund derer sich die Zeichnung bildet, die gleichen sind. Welcher Art aber die Prozesse sind, darüber ist nichts zu entnehmen, und es bleibt einfach alles zu erklären. Denn nicht einmal die an sich schon problematische Erklärung als Rückschlag ist brauchbar, da ja die Tierformen, mit denen der Vergleich geführt wird, nicht zur Ahnenreihe des Menschen gehören, sondern beliebig gewählt sind. Die Verf. wollen natürlich nicht behaupten, daß die Querstreifung der Naevi lineares einen Rückschlag auf das Zebra darstellt, die Längsstreifung der Extremitäten auf die deutsche Dogge, die Schwimmhosenform eines Riesennaevus auf das Holländerkaninchen, ein Pigmentnaevus um das Auge auf den Foxterrier usw. Trotzdem werden von den Verf. zunächst die Pigmentmuttermäler als Rückschläge auf tierische Vorfahren aufgefaßt, und ihre Systematisation als Rückschläge auf die Tierzeichnung, Ausschnitte aus einem pigmentierten Gesamtkleid. Da nun aber innerhalb derselben Lokalisationen wie die anormale Pigmentierung auch andere Hautanomalien naevusbildend auftreten, so nehmen die Verf. an, daß in solchen Fällen nur das Zeichnungsmuster als Rückschlag aufzufassen ist, indem die einzelnen Zeichnungselemente als Ganzes keimplasmatisch angelegt sind und innerhalb dieser einheitlichen Anlage eine keimplasmatisch bedingte Veränderung der Gewebsbildung stattfindet. Über die Art dieser Veränderung soll etwas durch die nichtssagenden Worte „Keimplasmaerschütterung“ und „Genverwirrung“ ausgesagt werden.

Wenn die Systematisation der Naevi auf die Tierzeichnung zurückgeführt worden ist, so erscheint es wichtig, die Ursachen der Tierzeichnung zu ergründen. Die Verf. stellen fest, daß für die Entstehung der Zeichnungsmuster von den Zoologen genau dieselben epigenetischen Erklärungen versucht worden sind, wie von den Dermatologen für die Naevi. Speziell ist versucht worden, die Längsstreifung der Ringelnatter auf das Gefäßsystem (Zenneck) und die Querstreifung vieler Tiere auf die Interferenzonen der Hautnervengebiete (van Rynberk) zurückzuführen. Auch die Toldtsche Entdeckung des Zusammenhangs der Streifung von Katzen und Frischlingen mit den Leithaarreihen gehören hierher. Alle aufgestellten Theorien werden als nicht universell anwendbar verworfen. Ebenso wird die Haeckersche Hypothese des rhythmisch differenzierten Flächenwachstums der Haut als nicht ausreichend abgewiesen.

„Als sicheres Fundament für die Gestaltung der Zeichnung und der Muttermäler bleibt einzig und allein das Keimplasma übrig“.

Aus dem Gesagten geht hervor, daß die Arbeiten für die Erklärung der Lokalisationen auf der Haut und ihrer speziellen Formen nicht das ge-

ringste leisten, indem sie nur eine unerklärte Erscheinung mit einer ebenso unerklärten vergleichen und beiden als Erklärung ein völlig unbekanntes X unterschieben.

Die Arbeiten mögen für den Dermatologen von prinzipieller Bedeutung sein, indem sie auf den Zusammenhang der Erscheinungen hinweisen und ein wenn auch noch so primitives vererbungswissenschaftliches Denken in die Klinik tragen. Für den Biologen ist vor allem die Materialsammlung von Wert, die ein schwer zugängliches Material in brauchbaren Abbildungen zusammenstellt. Was da an Fällen von Menschenscheckung und systematisierten Naevi zusammengetragen ist, gibt ein deutliches Bild dieser Erscheinungen und kann bei entsprechend eindringender Analyse wertvolle Hilfe leisten bei der wirklichen Erforschung des Wesens der Tierzeichnung.

„Genau so wie ich weiß, daß die Zebrazeichnung in ihrer konstanten, für die Rasse charakteristischen Weise idioplasmatisch angelegt ist, genau so nehme ich an, daß auch das Liniensystem der Haut, innerhalb dessen die Naevi auftreten, keimplasmatisch begründet ist“.

Damit ist allerdings weder das eine noch das andere erklärt. Aber daß beide Dinge zusammengestellt werden, fordert dazu auf, sie gemeinsam zu betrachten, jedoch anders als es hier geschehen ist.

F. Süffert (Dahlem).

### **Entres, Joseph Lothar. Zur Klinik und Vererbung der Huntingtonschen**

**Chorea.** (Studien über Vererbung geistiger Störungen. Herausgeg. v. Ernst Rüdin) (Monogr. a. d. Gesamtgebiet d. Neurologie und Psychiatrie, Heft 27). Julius Springer, Berlin, 1921, IV, 149 Seiten, M. 88. .

Verf. hat in vieljähriger Arbeit ein Material von 15 Familien mit Huntingtonscher Chorea gesammelt. Aus der denkbar exaktesten Verarbeitung seines eigenen Materials in klinischer und genealogischer Hinsicht und ausgedehnten, kritischen Literaturstudien kommt Verf. zu dem Schluß, daß die Huntingtonsche Chorea eine dominant mendelnde Anomalie ist. — Dieses Buch ist nicht nur eine Illustration zu den außerordentlichen Schwierigkeiten, mit denen exakte Erblichkeitsuntersuchungen in der Psychiatrie zu kämpfen haben, sondern auch ein in erfreulicher Weise gelungener Beweis, daß sie möglich und von größter Bedeutung sind. Eugen Kahn, München.

### **Kahn, Eugen. Über die Bedeutung der Erbkonstitution für die Entstehung, den Aufbau und die Systematik der Erscheinungsformen des Irreseins.** Zeitschr. f. d. ges. Neurologie und Psychiatrie, 74. Band, 1922, Seite 69—102.

Theoretischer Versuch. Es gibt zwei Hauptreihen von Störungen, die sich mit Irresein manifestieren: 1. im wesentlichen erbkonstitutionell (genotypisch, idiotypisch) bedingte, 2. im wesentlichen konstellativ (paratypisch) bedingte. Jene bedürfen zu ihrer Manifestation nur der „gewöhnlichen Lebensreife“ bei spezifischen Erbfaktoren; diese können auf dem Boden jeder Erbkonstitution unter der Wirkung bestimmter konstellativer und Milieufaktoren entstehen.

In den Formen der erbkonstitutionell bestimmten Reihe wirken vielleicht in der Regel mehrere Erbfaktoren, wie Verf. am manisch-depressiven Irresein, an der Schizophrenie und an der erbkonstitutionellen Epilepsie zu zeigen versucht. In die konstellativ bestimmten Formen spielen — besonders bildgestaltend — die verschiedensten idiotypischen Faktoren hinein; dies soll mit der Paralyse und dem Delirium tremens illustriert werden.

Es wird ausgeführt, daß alle Erscheinungsformen des Irreseins irgendwie auf Anlagen zurückgehen müssen, da der Organismus nur innerhalb seiner Reaktionsmöglichkeiten Manifestationen zu geben vermag. Die Trennung der beiden Reihen kann praktisch nicht streng durchgeführt werden. Wesentlich ist die Auswertung der Beteiligung von Anlage und Milieu an der Pathogenese.

Eigenbericht.

**Davenport, C. B. The feebly inhibited.** Nomadism, or the wandering impulse, with special reference to heredity. Inheritance of temperament. Washington, D. C. Published by the Carnegie Institution of Washington. 1915. 158 S.

Das Werk enthält die 2. und 3. Studie einer Reihe von Abhandlungen über die Hemmungsschwäche, die D. scharf von der Begabungsschwäche (feebly-minded) trennt. Die zahlreichen Daten sind unter Mithilfe geschulter field-workers gesammelt.

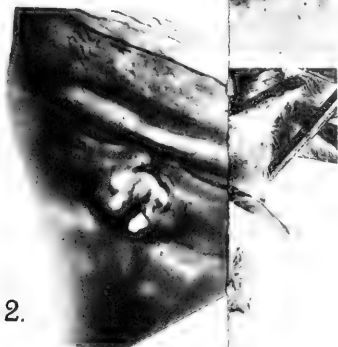
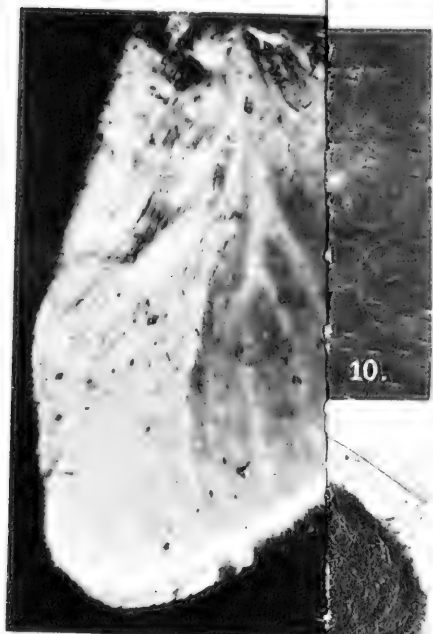
Die erste Abhandlung, über den Wandertrieb, kommt zu dem Schluß, daß der Wandertrieb wahrscheinlich ein rezessiv-geschlechtsgebundenes monybrides Merkmal ist. Männer erkranken viel häufiger als Weiber (171:15). Söhne erkranken nur, wenn ihre Mutter aus einer belasteten Familie ist, Töchter nur, wenn die Mutter aus einer solchen Familie und der Vater manifest behaftet ist. In Familien, in denen Nomadismus angetroffen wird, findet man auch nicht selten verschiedene Arten periodischer Zustände, Depressionen, Migräne, Epilepsie und Hysterie. Diese periodischen Zustände sind häufige Begleiter, aber nicht die eigentliche Ursache der nomadischen Impulse; sie erleichtern diesen letzteren nur die Manifestation. — Die Abhandlung enthält einen Anhang, in dem 100 Familien ausführlich beschrieben werden.

Die zweite Abhandlung, in der die Erbllichkeit der Temperamente untersucht wird, geht von der Voraussetzung aus, daß es zwei Arten von Temperamenten gibt, die von der Stimmungslage des normalen Durchschnitts abweichen: das hyperkinetische und das hypokinetische Temperament. Von jedem dieser abnormen Temperamente kennt Verf. zwei Stufen. Das nervöse, cholerische und sanguinische Temperament fällt mit dem Begriff der Hyperkinese zusammen, das phlegmatische und melancholische mit dem der Hypokinese. Als Arbeitshypothese nimmt Verf. nun weiter an, daß es zwei Erbfaktoren gebe: den Faktor E, der mehr oder weniger periodische Erregungszustände bedingt, und den Faktor C, der eine normale Heiterkeit der Stimmung bewirkt. Beide Faktoren sind nicht allelomorph. Auf Grund dieser Voraussetzungen ergibt sich ein sehr kompliziertes Bild von Kreuzungstypen, deren theoretisch errechnete Zahlen mit den, in 89 Familien gefundenen empirischen Daten weitgehend übereinstimmen. Verf. kommt auf diesem Wege zu dem Schluß, daß Hyperkinese sich dominant, Hypokinese sich rezessiv verhält; allerdings handelt es sich vielleicht um nur unvollkommene Dominanz bzw. Rezessivität.

Ob diese Ergebnisse sich bestätigen, kann erst die Zukunft lehren. Auf alle Fälle sind die Arbeiten methodologisch von prinzipiellem Interesse, da Davenport die Geistesstörungen als Symptomenkomplexe auffaßt, deren Elemente getrennt erblich sind. Vielleicht ist von dieser analytischen Methode für die menschliche Vererbungsforschung ein Fortschritt zu erhoffen.

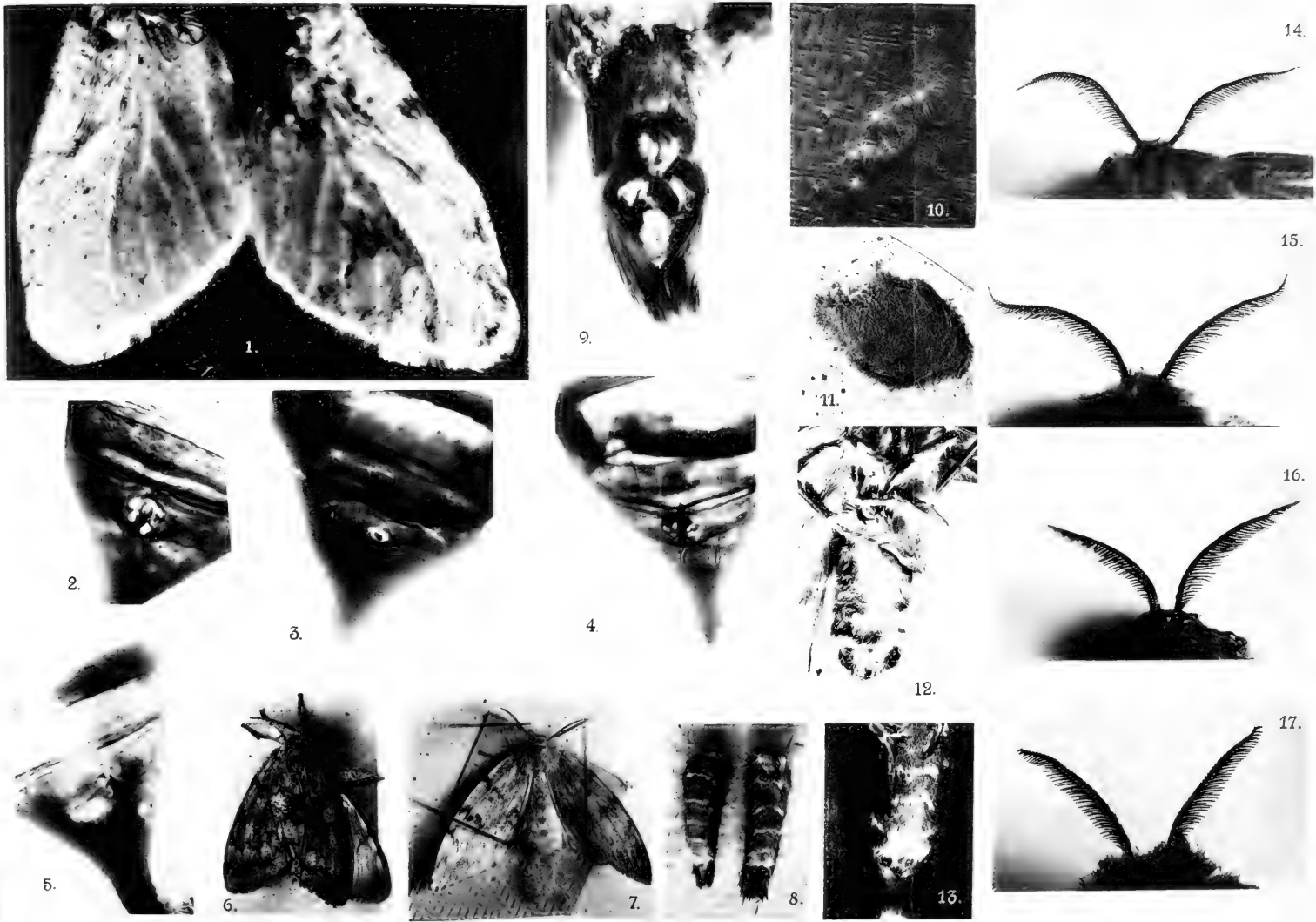
Siemens, München.





12.





## Neue Literatur.

Unter Mitwirkung von

F. Alverdes-Halle, A. Blum-Berlin-Lichterfelde, H. Kreutz-München,  
S. Parker-Baltimore, M. S. Pease-Cambridge, H. Rasmuson-Hilleshög,  
M. J. Sirks-Wageningen, E. Jaworski-Bonn

zusammengestellt von

E. Schiemann-Potsdam, G. Steinmann-Bonn.

(Im Interesse möglicher Vollständigkeit der Literaturlisten richten wir an die Autoren einschlägiger Arbeiten die Bitte, an die Redaktion Sonderdrucke oder Hinweise einzusenden, vor allem von Arbeiten, welche an schwer zugänglicher Stelle veröffentlicht sind.)

(Abgeschlossen am 1. März 1922.)

### **I. Lehrbücher, zusammenfassende Darstellungen, Sammelreferate über Vererbungs- und Abstammungslehre. — Arbeiten von mehr theoretischem Inhalt über Vererbung und Artbildung.**

**Alverdes, F.**, 1921. Die Rolle einer „kumulierten Nachwirkung“ in der Stammesgeschichte. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs. **27**. S. 52 bis 65. 5 Textf.

**Armbruster, L.**, 1921. Systematik und Genetik. Verhandl. deutsch. Zool. Ges. 26. Vers. S. 77—79.

**Baehr, V. de**, 1921. Hérité et sexe d'après les recherches cytologiques et génétiques (poln. mit franz. Résumé). Soc. scient. Poznań. Trav. Commission Sc. math. et. nat. Série B. **1**. S. 85—141.

**Bakker, D. L.**, 1921. Het correlatieprobleem en zijne beteekenis voor de veeteelt. Inaug. Rede, Landboowhoogeschool Wageningen, H. Veenman. 17 S.

**Bateson, W.**, 1921. Genetic segregation. Am. Naturalist. **55**. S. 5—20.

**Baur, E., Fischer, E. und Lenz, F.**, 1921. Grundriß der menschlichen Erblichkeitslehre und Rassenhygiene (Bd. I siehe Baur, Fischer, Lenz, Bd. II siehe Lenz). München, Lehmann. 2 Bd. gr. 8<sup>o</sup>.

**Baur, E., Fischer, E. und Lenz, F.**, 1921. Menschliche Erblichkeitslehre. 1. Band von: Grundriß der menschlichen Erblichkeitslehre und Rassenhygiene von Baur, Fischer, Lenz. München, Lehmann. 305 S. gr. 8<sup>o</sup>. 65 Textf.

- Bierens de Haan, J. A.**, 1921. Nieuwe experimenten over het versmelten van kiemen. *Genetica*. **3**. S. 401—410.
- Blaringhem, L.**, 1921. Mutantes et hybrides. *Annales Sc. naturelles X série*. **3**. S. 1—31.
- Boas, F.**, 1922. Kultur und Rasse, 2. unv. Aufl. Berlin und Leipzig, Verein wiss. Verleger. 256 S. Mit 1 Kurve im Text.
- Bölsche, W.**, 1921. Vom Bazillus zum Affenmenschen. Naturw, Plaudereien. Vollständ. umgearb. und erweit. Neuausgabe. Jena, Diederichs. 320 S.
- Broman, J.**, 1920. Das sogenannte „biogenetische Grundgesetz“ und die moderne Erblchkeitslehre. München und Wiesbaden, J. F. Bergmann. S. 1—15.
- Broman, J.**, 1920. Om arvsynden från biologisk Synpunkt samt några andre „föregälselräckande“ biologiska Käserier. Lund, C. W. K. Gleerup. 88 S. 8°. 7 Textf.
- Broman, J.**, 1921. Biologiska Käserien, andre Samlingen. Lund, C. W. K. Gleerup. 142 S. 8°.
- Broman, J.**, 1921. Zur Frage der Gen-Neubildung und der „Vererbung erworbener Eigenschaften“. *Anat. Anz.* **54**. S. 457—463.
- Castle, W. E.**, 1921. On a method of estimating the number of genetic factors concerned in cases of blending inheritance. *Science. N. S.* **54**. S. 93—96.
- Castle, W. E.**, 1921. An improved method of estimating the number of genetic factors concerned in cases of blending inheritance. *Science. N. S.* **54**. S. 223.
- Collier, W. A.**, 1921. Einführung in die Variationsstatistik. Julius Springer, Berlin. VI + 73 S. 4°. 8 Textf.
- Correns, C. und Nachtsheim, H.**, 1922. Deutsche Gesellschaft für Vererbungswissenschaft. Bericht über die Gründung und die erste Jahresversammlung (3.—5. August 1921). *Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs.* **27**. S. 229—280.
- Culp, W.**, 1921. Vererbung und Mißbildung. *Virchows Archiv.* **229** S. 345—352.
- Cunningham T. T.**, 1921. Hormones and Heredity. London, Constable & Co. XX + 246 S. 8°. 3 Taf.
- Czuber, E.**, 1921. Die statistischen Forschungsmethoden. Wien, L. W. Seidel u. Sohn. 238 S. 35 Textf.
- Dahl, F.**, 1921. Die Trutzfarbenlehre. *Zool. Anz.* **53**. S. 266—273.
- Darwin, C.**, 1921. Die Entstehung der Arten durch natürliche Zuchtwahl. Übersetzt und herausgegeben von C. W. Neumann. Reclams Universalbibliothek Nr. 3071—3076 a—d. 694 S. Neudruck.
- Darwin, C.**, 1921. Die Abstammung des Menschen und die geschlechtliche Zuchtwahl. Übersetzt und herausgegeben von C. W. Neumann. Reclams Universalbibliothek Nr. 3216—3220 a—c; 3221—3225 a—b. 2 Bd. 532 u. 468 S. Neudruck.
- Doms, H.**, 1921. Über Altern, Tod und Verjüngung. *Ergebn. Anatomie und Entwicklungsgeschichte.* **23**. S. 250—309.
- Dürken, B.**, 1921. Korrelation und Artbegriff. *Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs.* **27**. S. 27—47.

- Dürken, B. und Salfeld, H.**, 1921. Die Phylogenese. Fragestellungen zu ihrer exakten Erforschung. Berlin, Gebr. Borntraeger. 59 S.
- Erdmann, R.**, 1922. Art und Artbildung bei Protisten. Biol. Centralbl. **42**. S. 49—65. 4 Tabellen. 8 Textf.
- Feuerborn, H. J.**, 1922. Das Problem der geschlechtlichen Zuchtwahl im Lichte neuer Beobachtungen. Naturw. Wochenschr. N. F. **21**. S. 1—12. 1 Textf.
- Frets, G. P.**, 1921. Erfelijkheid en selectie. Nederl. Tijdschr. v. Geneeskunde. **65**. Tweede Helft. S. 956—967.
- Frets, G. P.**, 1921. Socialisme en mendelisme. Social. Gids. S. 800—802.
- Frets, G. P.**, 1921. Erfelijkheid en selectie. Handel. Nederl. Natuur- en Geneesk. Congres. Utrecht. **18**. S. 136—137.
- Fruwirth, C. und Roemer, T.**, 1921. Einführung in die landwirtschaftliche Pflanzenzüchtung. Berlin, Parey. 150 S. 4 Taf. 27 Textf.
- Gates, R.**, 1921. Mutations and evolution. London.
- Goodrich, E. S.**, 1921. Some problems in evolution. Science. N. N. **54**. S. 529—538.
- Grote, L.**, 1921. Grundlagen ärztlicher Betrachtung. Einführung in begriffliche und konstitutionspathologische Fragen der Klinik für Studierende und Ärzte. Berlin, Julius Springer. 82 S. 4<sup>o</sup>. 2 Textf.
- Hagedoorn, A. L.**, 1921. The relative value of the processes causing evolution. 's Gravenhage, Martinus Nijhoff. VIII + 288 S. 20 Textf.
- Hayes, H. K. and Garber, R. J.**, 1921. Breeding crop plants. New York, Mc. Graw-Hill Book Comp. 328 S. gr. 8<sup>o</sup>. 66 Textf.
- Heikertinger, F.**, 1921. Die morphologisch-analytische Methode in der Kritik der Mimikryhypothese. Zool. Jahrb. Syst. **44**. S. 267—296. 1 Taf.
- Heikertinger, F.**, 1921. Welchen Quellen entspringen die biologischen Trachthypothesen? Zool. Anz. **53**. S. 286—297.
- Heikertinger, F.**, 1922. Welchen Quellen entspringen die biologischen Trachthypothesen? II u. III. Zool. Anz. **54**. S. 30—47.
- Hertwig, O.**, 1921. Zur Abwehr des ethischen, des sozialen, des politischen Darwinismus. 2. Aufl. Jena, Fischer. 121 S. gr. 8<sup>o</sup>.
- Jackmann, O.**, 1922. Über die Vorstellbarkeit der direkt bewirkten Anpassungen und der Vererbung erworbener Eigenschaften durch das Prinzip der virtuellen Verschiebungen. Ein Beitrag zur theoretischen Biologie. Vortr. u. Aufs. über Entwicklungsmechanik von W. Roux. Heft 28. 15 Textf.
- Just, G.**, 1922. Wahrscheinlichkeit und Empirie in der Erblichkeitsstatistik. Biol. Centralbl. **42**. S. 65—72. 2 Textf.
- Klatt, B.**, 1921. Mendelismus, Domestikation und Kraniologie. Arch. f. Anthropologie N. F. **18**. S. 225—250. 4 Textf.
- Korschelt, E.**, 1921. Lebensdauer, Altern und Tod. 2. Aufl. Jena, G. Fischer. VIII + 307 S. 8<sup>o</sup>.
- Laughlin, H. H.**, 1921. Dice-casting and pedigree selection. Experiments which picture mathematically close analogies between dice-casting and certain breeding phenomena. Genetics. **6**. S. 384—398. 3 Textf.

- Lenz, F.**, 1921. Menschliche Auslese und Rassenhygiene Bd. 2 von: Grundriß der menschlichen Erblichkeitslehre und Rassenhygiene von E. Baur, E. Fischer und F. Lenz. München, Lehmann. 249 S. gr. 8°.
- Lotsy, J. P.**, 1921. Evolutie-factoren. *Genetica*. **3**. S. 442—480.
- Lotsy, J. P.**, 1921. Het evolutievraagstuk. 's Gravenhage, Martinus Nijhoff. VIII + 58 S.
- Lundberg, H.** and **Runnström, J.**, 1921. The Swedish Nation in word and picture. Stockholm, Harse W. Tullberg Co. 4°. 128 S. 31 Taf. 20 Textf.
- Matthew, W. D.**, 1921. Life in other worlds. *Science*. N. S. **54**. S. 239 bis 241.
- Maurer, F.**, 1921. Zur Frage von der Vererbung erworbener Eigenschaften. *Anat. Anz.* **54**. S. 201—205.
- Mc Bride, E. W.** The chromosome theory of inheritance. *Science Progress*. **63**. S. 450—456.
- Mohr, O. L.**, 1921. Den Morgan'ske skole og dens betydning for den moderne arvelighedsforskning. Nordisk Jordbrugsforskning (Beretning om Nordiske Jordbrugforskeres Forenings Kongres i Kobenhavn Juli 1921). S. 234—277.
- Morgan, Th. H.**, 1921. Die stoffliche Grundlage der Vererbung. Deutsche Ausgabe von H. Nachtsheim. Berlin, Gebr. Borntraeger. VIII + 291 S. 118 Textf.
- Muckermann, H. S. J.**, 1922. Kind und Volk. 1. Vererbung und Auslese. 6.—10. Aufl. Freiburg, Herder. IX + 231 S. + Textf.
- Nachtsheim, H.**, 1921. Die Gründung der deutschen Gesellschaft für Vererbungswissenschaft. *Die Naturwissenschaften*. **9**. S. 844—850, 879—882.
- Nachtsheim, H.**, 1921. Sind haploide Organismen (Metazoen) lebensfähig? *Biol. Centralbl.* **41**. S. 459—479. 1 Textf.
- Nutting, C. C.**, 1921. The relation of Mendelism and the mutation theory of natural selection. *Science*. N. S. **53**. S. 129—131.
- Pearl, R.**, 1921. The biology of death. I. The problem. II. Conditions of cellular immortality. III. The chances of death. IV. The causes of death. V. The inheritance of duration of life in man. VI. Experimental studies on the duration of life. VII. Natural death, public health and the population problem. *The Scientific Monthly*. S. 193—215, 322—335, 443—456, 489—516. S. 1—65 (July), 143—162, 193—212.
- Pease, M. S.**, 1921. Some recent work on Avena. Sammelreferat. *Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs.* **27**. S. 142—146.
- Péterfi, T.**, 1921. Der gegenwärtige Stand der Physiologie der Geschlechtsbestimmung. *Deutsche mediz. Wochenschr.* 47. Jahrg. S. 1265—1267, 1299—1300, 1332—1333, 1363—1365.
- Prell, H.**, 1921. Die Grundtypen der gesetzmäßigen Vererbung. *Naturw. Wochenschrift*. N. F. **20**. S. 289—297. 4 Textf.
- Prell, H.**, 1921. Das Problem der Unfruchtbarkeit. *Naturw. Wochenschrift*. N. F. **20**. S. 440—446. 2 Textf.
- Prell, H.**, 1921. Die Grenzen der Mendelschen Vererbung. *Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs.* **27**. S. 65—75.

- Prell, H.**, 1921. Anisogamete, Heterogamete und Äthogamete als biologische Wege zur Förderung der Amphimixis. Arch. Entw.-Mech. **49**. S. 463—490. 1 Textf.
- Przibram, H.**, 1921. Physiologie der Anpassung. Ergebn. d. Physiol. **19**. S. 391—447.
- Reed, G. M.**, 1918. Physiological specialisation of parasitic fungi. Brooklyn bot. Gard. Mem. **1**. S. 348—409.
- Reinke, J.**, 1921. Biologische Gesetze in ihren Beziehungen zur allgemeinen Gesetzmäßigkeit der Natur. J. A. Barth, Leipzig. S. 31. 4<sup>o</sup>.
- Scott, D. H.**, 1921. Het tegenwoordige standpunt der afstammingsleer, in verband met de oude geschiedenis der planten. Genetica. **3**. S. 417 bis 441.
- Shull, G. H.**, 1921. Mendelian or non-mendelian. Science. N. S. **54**. S. 213 bis 216.
- Sirks, M. J.**, 1921. De „Deutsche Gesellschaft für Vererbungswissenschaft“. Genetica. **3**. S. 411—413.
- Sirks, M. J.**, 1922. Handboek der algemeene erfelijkheidsleer. 's Gravenhage, Martinus Nijhoff. X + 494 S. 5 Taf. 127 Textf.
- Smith, K.**, 1921. Remarks on the method of calculation proposed by Mr. H. L. Trachtenberg for Diallel Crossings. Journ. Genetics. **11**. S. 299 bis 300.
- Sturtevant, A. H.**, 1921. Linkage variation and chromosome maps. Proc. Nation. Acad. Sc. U. S. A. **7**. S. 181—183.
- Tschermak, A.**, 1921. Über die Erhaltung der Arten. Biol. Centralbl. **41**. S. 304—329. 10 Textf.
- Tschulok, S.**, 1922. Deszendenzlehre (Entwicklungslehre). Ein Lehrbuch auf historisch-kritischer Grundlage. Jena, F. Fischer. XII + 324 S. 8<sup>o</sup>. 63 Textf. u. 1 Tabelle.
- Uexküll, J. v.**, 1921. Umwelt und Innenwelt der Tiere. 2. verm. u. verbess. Aufl. Berlin, Julius Springer. 224 S. 8<sup>o</sup>. 16 Textf.
- Ulbrich, M.**, 1921. Die Gefahren der Vererbung und deren Abwehr. Gütersloh, Bertelsmann. 42 S. 8<sup>o</sup>.
- Weidenreich, F.**, 1921. Das Evolutionsproblem und der individuelle Gestaltungsanteil am Entwicklungsgeschehen. Vortr. u. Aufs. üb. Entw.-Mech. Heft 27. 120 S. 8<sup>o</sup>.
- Weinberg, W.**, 1921. Zur Lehre vom multiplen Allelomorphismus. Münchener Mediz. Wochenschr. **68**. Jahrg. Bd. 2. S. 950.
- Weinberg, W.**, 1921. Das Geschlechtsverhältnis bei Basedow und seine Ursachen. Münchener Mediz. Wochenschr. **68**. Jahrg. Bd. 2. S. 1157 bis 1158.
- Wells, B. W.**, 1921. Gall evolution; a new interpretation. Science. N. S. **54**. S. 301.
- Winge, Ö.**, 1921. Ad. R. Walthers Kritik von Johs. Schmidts Arbeiten über die Vererbung quantitativer Eigenschaften. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs. **26**. S. 294—298.
- Wright, S.**, 1921. Systems of mating. I. The biometric relations between parent and offspring. Genetics. **6**. S. 111—123. 2 Textf.

- Wright, S.**, 1911. Systems of mating. II. The effects of inbreeding on the genetic composition of a population. *Genetics*. **6**. S. 124—143. 12 Textf.
- Wright, S.**, 1921. Systems of mating. III. Assortative mating based on somatic resemblance. *Genetics*. **6**. S. 144—161. 10 Textf.
- Wright, S.**, 1921. Systems of mating. IV. The effects of selection. *Genetics*. **6**. S. 162—167. 1 Textf.
- Wright, S.**, 1921. Systems of mating. V. General considerations. *Genetics*. **6**. S. 167—178. 7 Textf.

## II. Experimentelle Arbeiten und Beobachtungen über Vererbung, Bastardierung, Variabilität und Artbildung.

### a) Pflanzen.

- Altenburg, Edgar**, 1921. Interference in *Primula sinensis*. *Am. Nat.* **55**. S. 78—80.
- Bateson, W.** and **Gairdner, A. E.**, 1921. Male sterility in flax, subject to two types of segregation. *Journ. of Genetics*. **11**. S. 269—276. 1 Taf.
- Bauch, R.**, 1922. Kopulationsbedingungen und sekundäre Geschlechtsmerkmale bei *Ustilago violacea*. *Biol. Zentralbl.* **42**. S. 9—38.
- Beer, R.**, 1921. Notes on the Cytology and Genetics of the Genus *Fuchsia*. *Journal of Genetics*. **11**. S. 213—228. 3 Taf.
- Blakeslee, A. F.**, 1921. An apparent case of non-mendelian inheritance in *Datura* due to a disease. *Proc. Nation. Acad. Sc. U. S. A.* **7**. S. 116 bis 123.
- Blakeslee, A. F.**, 1921. The globe, a simple trisomic mutant in *Datura*. *Proc. Nation. Acad. Sc. U. S. A.* **7**. S. 148—152.
- Blakeslee, A. F.**, 1921. The globe mutant in the Jimson weed (*Datura stramonium*). *Genetics*. **6**. S. 241—264. 1 Textf.
- Blakeslee, A. F.**, 1921. Typus of mutation and their possible significance in evolution. *Am. Nat.* **55**. S. 254—267.
- Blakeslee, A. F.**, **Cartledge, J. L.** and **Welch, D. S.**, 1921. Sexual dimorphism in *Cunninghamella*. *Bot. Gaz.* **72**. S. 185—219. 1 Textf.
- Blaringhem, L.**, 1921. Variations et fertilité de l'hybride *Primula variabilis* Goupil comparées à celles de ses parents *Pr. vulgaris* Huds. et *Pr. officinalis* Scop. *C. R. Ac. Sc. Paris*. **172**. S. 992—995.
- Blaringhem, L.**, 1921. Recherches sur les hybrides du lin (*Linum usitatissimum* L.). *C. R. Ac. Sc. Paris*. **173**. S. 329—331.
- Blaringhem, L.**, 1921. Sur la production de „variétés à graines marbrées“ de la Fève (*Vicia Faba* L.). *C. R. Ac. Sc. Paris* **173**. S. 666—668.
- Blaringhem, L.**, 1921. Héritéité des caractères physiologiques chez les hybrides d'Orges. *C. R. Ac. Sc. Paris*. **173**. S. 1396.
- Breuner, M.**, 1920. Några växtabnormiteter. Meddel. af societ. fauna flora Fennica. **45**. S. 33—41. 2 Textf.
- Breslawetz, L. P.**, 1919. Über die Erbllichkeit der Farbe der Blumenkrone bei *Tropaeolum majus* L. I. Teil (russ.). *Journal der russ. bot. Ges.*



- Breslawetz, L. P.**, 1920. Über die Erbllichkeit der Farbe der Blumenkrone bei *Tropaeolum majus* II. Teil (russ.) Mitt. Gelehrten Instituts von Lessgaft Petersburg. **3**. S. 63—68. 3 Taf.
- Breslawetz, L. P.**, 1920. Entwicklung der Plastiden bei der grünen und albikaten Rasse des Saathafers. Vorl. Mitt. (russ.) Mitt. d. Gelehrten Instituts v. Lessgaft. **3**. S. 96—99.
- Brožek, A.**, 1920. Report on the Mosaic hybrid: *Mimulus tigrinoides* Hort.; hybr. var. *Paulina*; var. *nova*. (Tschechisch mit engl. Resumé.) Lékařskich Rozhledů přílohy „Časopisu Lékařův Českých. S. 8—12.
- Brožek, A.**, 1921. Summary report on a simple Mendelian case of heredity of the flower stains in two races of *Mimulus quinquevulnerus* Hort. (Tschech. mit engl. Resumé.) Biologických Listů. S. 16—32. 1 Taf.
- Burlingame, L. L.**, 1921. Variation and heredity in *Lupinus*. Am. Nat. **55**. S. 427—448. 2 Textf.
- Christie, W.**, 1927. Die Vererbung gelbgestreifter Blattfarbe bei Hafer. Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererbgs. **27**. S. 134—141. 1 Textf.
- Clausen, J.**, 1921. Studies on the collective species *Viola tricolor* L. (Preliminary notes). Bot. Tidsskrift. **37**. S. 205—221. 3 Taf., 1 Textf.
- Clausen, R. E. and Goodsped, T. H.**, 1921. Inheritance in *Nicotiana tabacum*. II. On the existence of genetically distinct red-flowering varieties. Am. Nat. **55**. S. 328—334.
- Cobb, F.**, 1921. A case of Mendelian inheritance complicated by heterogametisme and mutation in *Oenothera pratincola*. Genetics. **6**. S. 1—42.
- Colin, H.**, 1921. La greffe Soleil-Topinambour. C. R. Acad. Sc. Paris. **173**. S. 852—855.
- Costantini, G.**, 1921. Über plötzliche physiologische Mutationen durch individuelle Abweichungen bei den Milchsäurebakterien. Centrbl. f. Bakt. u. Paraskde: II. Abt. **55**. S. 241—242.
- Czaja, A. Th.**, 1921. Über Befruchtung, Bastardierung und Geschlechtertrennung bei Prothallien homosporer Farne. Zeitschr. f. Bot. **13**. S. 545—596.
- Daniel, L.**, 1921. A propos des greffes de Soleil sur Topinambour. C. R. Ac. Sc. Paris. **172**. S. 610—612.
- East, E. M.**, 1921. A study of partial sterility in certain hybrids. Genetics. **6**. S. 311—365.
- Engler, A.**, 1922. Ein neuer Saxifragen-Bastard (*Saxifraga cuneifolia* × *rotundifolia*). Beih. z. d. bot. Jahrbüchern. **57**. S. 63.
- Eyster, W. H.**, 1921. The linkage relations between the factors for tunicate ear and starchy-sugary endosperm in maize. Genetics. **6**. S. 209—240.
- Frost, H. B.**, 1921. An apparent case of somatic Segregation involving two linked factors. Am. Nat. **55**. S. 461—464.
- Gante, Th.**, 1921. Über eine Besonderheit der Begrannung bei Fatuoid-heterozygoten. Hereditas. **2**. S. 410—415.
- Gildemeister, E.**, 1921. Über Variabilitätserscheinungen bei Vibrionen. Centralbl. Bakt. u. Paras.kunde I. Abt. Orig. **87**. S. 241.
- Gorini, C.**, 1921. Mutations physiologiques brusques chez les ferments lactiques par divergences individuelles. C. R. Ac. Sc. Paris. **172**. S. 1382 bis 1384.

- Griffec, F.**, 1921. Comparative vigor of  $F_1$  wheat crosses and their parents. Journ. Agr. Research. **22**. S. 53—63.
- Guinier, P.**, 1921. Variations de sexualité, dioïcité et dimorphisme sexuel chez le *Pinus montana* Mill. et le *P. sylvestris* L. C. R. Soc. Biol. **84**. S. 91—96.
- Hallquist, C.**, 1921. The Inheritance of the Flower Colour and the Seed Colour in *Lupinus angustifolius*. Hereditas. **2**. S. 299—363. 1 Taf., 1 Textf.
- Heribert-Nilsson, N.**, 1921. Selektive Verschiebung der Gametenfrequenz in einer Kreuzungspopulation von Roggen. Hereditas. **2**. S. 364—369.
- Herrmann, F.**, 1921. Beobachtungen über die Vererbung der drei Keimblätter bei *Mimulus Cardinalis*. Bericht der höheren staatlichen Lehranstalt für Obst- u. Gartenbau zu Proskau 1918/19. Landw. Jahrbücher. **56**, Ergänzungsbd. I. S. 112—114.
- Jones, D. F.**, 1921. Collin's remarks on the vigor of first generation hybrids. Am. Nat. **55**. S. 457—461.
- Kajanus, B.**, 1921. Zur Genetik des Chlorophylls von *Festuca elatior* L. Botaniska Notiser. S. 131—137.
- Kristoffersson, K. B.**, 1921. Spontaneous Crossing in the Garden Bean, *Phaseolus vulgaris*. Hereditas. **2**. S. 395—400.
- Lehmann, E.**, 1922. Über die Selbststerilität der *Veronica syriaca* II. Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererbgs. **27**. S. 161—177.
- Lehmann, E.**, 1921. Über die Vererbungsweise der pentasepalen Zwischenrassen von *Veronica Tournefortii*. Zeitschr. f. Bot. **13**. S. 481—530.
- Leighty, C. E. and Boshmakian, S.**, 1921. Genetic behavior of the spelt form in crosses between *Triticum Spelta* and *T. sativum*. Journ. Agr. Research. **22**. S. 335—364.
- Leitch, J.**, 1921. A study of segregation of a quantitative character in a cross between a pure line of beans and a mutant from it. Journ. Genetics. **11**. S. 183—204. 4 Textf.
- Lilienfeld, F.**, 1921. Die Resultate einiger Bestäubungen mit verschiedenaltigem Pollen bei *Cannabis sativa*. Biol. Zentralbl. **41**. S. 296—303.
- Lindhard, E.**, 1921. Der Rotklee, *Trifolium pratense* L., bei natürlicher und künstlicher Zuchtwahl. Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung. **8**. S. 95 bis 121. 4 Textf.
- Lindstrom, E. W.**, 1921. Concerning the inheritance of green and yellow pigments in maize seedlings. Genetics. **6**. S. 91—110.
- Lotsy, J. P.**, 1920. Eenige resultanten van het *Oenothera*; jaar 1920. Genetica. **2**. S. 481—528. 57 Textf.
- Malloch, W. S.**, 1921. An  $F_1$  species cross between *Hordeum vulgare* and *Hordeum murianum*. Am. Nat. **55**. S. 281—286. 2 Textf.
- Mc Rostie, G. P.**, 1919. Inheritance of anthracnose resistance as indicated by a cross between a resistant and a susceptible bean. Phytopathology. **9**. S. 141—148.
- Miyake, K. and Imai, Y.**, 1921. Genetic studies in the morning glories III. (Jap. mit engl. Zusammenfassung.) Bot. Mag. Tokyo. **35**. S. 101—115. 11 Textf.

- Miyazawa, B.**, 1921. Dwarf forms in Barley. Journ. of Genetics. **11**. S. 205—208.
- Miyoshi, M.**, 1916. Japanische Bergkirschen, ihre Wildformen und Kultur-rassen. Journ. College of Science, Tokyo Imperial University. **34**. S. 1—175. 23 Taf., 1 Textf.
- Munerati, O.**, 1920. Osservazioni et ricerche sulla barbabietola da Zucchero I. Reale Acc. dei Lincei. 37. Jahrg. 5. Serie. **13**. S. 177—322. 10 Taf.
- Nilsson-Ehle, H.**, 1921. Fortgesetzte Untersuchungen über Fatuoidmutationen beim Hafer. Hereditas. **2**. S. 401—409.
- d'Oliveira, J. D.**, 1920. Sur la transmission de la fasciation et de la dichotomie à la suite de la greffe de deux vignes portugaises. C. R. Acad. Sc. Paris. **170**. S. 615—616.
- Ostenfeld, C. H.**, 1921. Eksperimentelle Undersogelser over Artsdannelse hos Slaegten Hogemt (Hieracium). Naturens Verden. S. 400—417. 4 Textf.
- Ostenfeld, C. H.**, 1921. Some experiments on the origin of new forms in the genus Hieracium sub-genus Archieracium. Journ. Genetics. **11**. S. 117—122. 2 Taf.
- Parker, J. H.**, 1918. Greenhouse experiments on the rust resistance of oat varieties. Bull. U. S. Dep. Agr. Washington Nr. 629. 16 S.
- Peltier, G. L. and Neal, D. C.**, 1918. Overwintering of the Citrus-canker organism in the bark tissue of hardy Citrus hybrids. Journ. Agr. Research. **14**. S. 523—524. 1 Taf.
- Reichert, E. T.**, 1919. A biochemic basis for the study of problems of taxonomy, heredity, evolution etc. with especial reference to the starches and the tissues of parent and hybrid stocks, and to the starches and hemoglobins of varieties, species and genera. Publications of Carnegie Inst. of Washington Nr. 270. 2 parts. 834 S. (Quart). 34 Textf.
- Salmond, E. S. and Wormald, H.**, 1921. A study of the variations in seedlings of Humulus Lupulus L. Journal of Genetics. **11**. S. 241 bis 260. 1 Taf.
- Schegalow, S.**, 1920. Das Erscheinen des Gigantismus beim Hafer. (Russisch.) Verhandl. d. Kongresses f. Pflanzenzüchtung in Saratow.
- Schiemann, E.**, 1921. Genetische Studien an Gerste II. Zur Genetik der breitklappigen Gersten. Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererbgs. **27**. S. 104 bis 133. 1 Taf., 9 Textf.
- Schlecht, F.**, 1921. Untersuchungen über die Befruchtungsverhältnisse bei Rotklee (Trifolium pratense). Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung. **8**. S. 121 bis 157. 3 Textf.
- Söderberg, F.**, 1920. Sektorial panaschierung hos Juniperus sabina. Svensk bot. Tidskr. **14**. S. 92—93. 1 Textf.
- Tjebbes, K.**, 1921. Afwykende resultaten by boonen kruisingen. Handel. Nederl. Natuur- en Geneesk. Congres. Utrecht. **18**. S. 115—117.
- Tschermak, E.**, 1922. Über die Vererbung des Samengewichtes bei Bastardierung verschiedener Rassen von Phaseolus vulgaris. Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererbgs. **28**. S. 23—52.
- Uphof, J. C. T.**, 1922. Die Farbenfaktoren von Eschscholtzia mexicana Greene. Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererbgs. **27**. S. 227—229.

- Vestergaard, H. A. B.**, 1921. Beobachtungen vom Zuchtgarten. Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung. **8**. S. 192—195.
- Vilmorin, J. de**, 1921. Sur les croisements de pois à cosses colorées. C. R. Ac. Sc. Paris. **172**. S. 815—817.
- Wettstein, F. v.**, 1921. Floristische Mitteilungen aus den Alpen II. Campanula barbata  $\times$  glomerata. Öst. Bot. Ztschr. **70**. S. 180—183.
- Witte, H.**, 1921. Luzernförädling, dess möjligheter och uppgifter i sårt land samt några iakttagelser öfver olika egenskapers förhållande hos bastarden emellan blåluzern (*Medicago sativa*) och gulluzern (*M. falcata*). Sveriges Utsädesförenings Tidskrift. S. 185—198.
- Witte, H.**, 1921. Alfalfa - breeding, its Possibilities and its Purposes in Sweden and some Observations Concerning different Characters in the Crossing between the Blue-flowered Alfalfa (*Medicago sativa*) and the Yellow flowered (*Medicago falcata*) (Summary). Sveriges Utsädesförenings Tidskrift. S. 199—200.
- Yamaguchi, Y.**, 1921. Etudes d'hérédité sur la couleur des glumes chez le riz. Bot. Mag. Tokyo. **35**. S. 106—112.

## b) Tiere.

- Ashby, R. C. and Malcomson, A. W.**, 1920. Variation of individual pigs in economy of gain. Journ. Agric. Research. **19**. S. 225—234.
- Baltzer, F.**, 1920. Über mendelnde Raupenrassen bei *Lymantria dispar* (Schwammspinner). Festschr. f. Zschokke. Basel. S. 4—10.
- Banta, O. M.**, 1921. An eyeless daphnid, with remarks on the possible origin of eyeless cave animals. Science. N. S. **53**. S. 462—463.
- Bertin, L.**, 1921. L'extrême variabilité des *Epinoches roscovites*. C. R. Ac. Sc. Paris. **173**. S. 602—604.
- Bluhm, A.**, 1921. Über einen Fall experimenteller Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses bei Säugetieren. Sitz. Ber. Preuß. Akad. Wiss. Berlin. S. 549—556.
- Boettger, C. R.**, 1921. Über freilebende Hybriden der *Cepaea nemoralis* L. und *Cepaea hortensis* Müll. Zool. Jahrb. Syst. **44**. S. 297—336. 3 Taf.
- Breitenbecher, K. J.**, 1921. The genetic evidence of a multiple (triple) allelomorph system in *Bruchus* and its relation to sex-limited inheritance. Genetics. **6**. S. 65—90.
- Bridges, C. B.**, 1921. Triploid intersexes in *Drosophila melanogaster*. Science. N. S. **54**. S. 252—254.
- Bridges, C. B.**, 1921. Genetical and cytological proof of non-disjunction of the fourth chromosome of *Drosophila melanogaster*. Proc. Nation. Acad. Sc. U. S. A. **7**. S. 186—197.
- Castle, W. E.**, 1921. A new type of inheritance. Science. N. S. **53**. S. 339 bis 342.
- Castle, W. E.**, 1921. More linked genes in rabbits. Science N. S. **54**. S. 634—636.
- Champy, C.**, 1921. Sur les corrélations entre les caractères sexuels mâles et les divers éléments du testicule chez les Amphibiens. (Etude sur *Triton alpestris*). C. R. Acad. Sc. Paris. **172**. S. 482—485.

- Champy, C.**, 1921. Changement expérimental du sexe chez Triton alpestris Laur. C. R. Acad. Sc. Paris. **172**. 1204—1207.
- Chapellier, A.**, 1921. Contributions à l'étude de l'hybridation, et de l'intersexualité chez les oiseaux. Suppl. Bull. Biol. France et Belgique. **4**. 163 S. 2 Taf. 71 Textf.
- Courrier, R.**, 1921. Sur le déterminisme des caractères sexuels secondaires chez les Arthropodes. C. R. Ac. Sc. Paris. **173**. S. 668—671.
- Crampton, G. C.**, 1921. An exception to Dollo's law of the irreversibility of evolution. Science N. S. **54**. 91—92.
- Crew, F. A. E.**, 1921. Sex-reversal in frogs and toads. A review of the recorded cases of abnormality of the reproductive system and an account of a breeding experiment. Journ. Genetics. **11**. S. 141—182. 32 Textf.
- Detlefsen, G. A.**, 1921. A new mutation in the house mouse. Am. Naturalist. **55**. S. 469—473.
- Detlefsen, I. A.**, and **Holbrook, F. M.**, 1921. Skunk breeding. Journ. Heredity. **12**. S. 243—254. 9 Textf.
- Eidmann, H.**, 1921. Über Wachstumsstörungen bei Amphibienlarven. Arch. Entw.-Mech. **49**. S. 510—537. 6 Tabellen, 13 Textf.
- Feige, E.**, 1921. Variationsstatistische Untersuchungen an Haustieren II u. III. Fühlings Landw. Zeitschr. **70**. S. 335—348, 373—384.
- Fenyés, D.**, 1917 Pedigree inheritance. (magy. u. engl.) Annales Musei nationalis hungarici. **15**. S. 383—421. 5 Textf.
- Fischer, E.**, 1921. Über die Variationen der Hirnfurchen des Schimpansen. Verhandl. anat. Ges. Marburg. Ergänzt.-Heft Anat. Anzeiger. **54**. S. 48 bis 54.
- Gajewsky, N.**, 1922. Über die Variabilität bei Artemia Salina. Internat. Revue d. ges. Hydrobiol. **10**. S. 139—159. 1 Taf.
- Gerould, J. H.**, 1921. Blue-green caterpillars: the origin and ecology of a mutation in hemolymph color in Colias (Eurytus) philodice. Jour. Exper. Zool. **34**. S. 385—415. 1 Taf. 1 Textf.
- Goetsch, W.**, 1922. Hermaphroditismus und Gonochorismus bei Hydrozoen. Zool. Anz. **54**. S. 6—18. 3 Textf.
- Guyer, M. F.**, 1921. Immune Sera and certain biological problems. Am. Naturalist. **55**. S. 97—115.
- Haldane, J. B. S.**, 1921. Linkage in poultry. Science N. S. **54**. S. 663.
- Harms, W.**, 1921. Verwandlung des Bidderschen Organs in ein Ovarium beim Männchen von Bufo vulgaris Laur. Zool. Anz. **53**. S. 253—265. 8 Textf.
- Harries, J. A.**, **Kirkpatrick, W. T.**, **Blakeslee, A. T.**, **Warner, D. E. T.**, and **Card L. E.**, 1921. The egg records of limited periods as criteria for predicting the egg production of the white Leghorn fowl. Genetics. **6**. S. 265—309. 10 Textf.
- Hasebroek, K.**, 1921. Die Dogaoxydase (Bloch), ein neues melanisierendes Ferment im Schmetterlingsorganismus. Biol. Zentralbl. **41**. S. 367 bis 373. 3 Textf.
- Heikertinger, F.**, 1921. Die morphologisch-analytische Methode in der Kritik der Mimikry-Hypothese. Zool. Jahrb. Syst. **44**. S. 267—296. 1 Taf.

- Hoogland, D. M.**, 1921. En studie over familieteelt in de Rundveefokkerij. Dissert., Veeartsenijkund. Hoogeschool Utrecht. Rotterdam, Drukkerij Libertas. 127 S.
- Hovelacque, A.**, 1920. Anatomie et morphogénie d'une anomalie héréditaire des membres abdominaux. Absence congénitale du tibia. Suppl. Bull. Biol. France et Belgique. **3**. S. 156. 54 Textf.
- Huxley, T. S.**, 1921. Linkage in *Gammarus chevreuxi*. Journal of Genetics. **11**. S. 229—234.
- Klatt, B.**, 1921. Mendelismus, Domestikation und Kraniologie. Arch. f. Anthropologie N. F. **18**. S. 225—250. 4 Textf.
- Lancefield, R. C. and Metz, C. W.**, 1921. Non-disjunction and the chromosome relationships of *Drosophila willistoni*. Proc. Nation. Acad. Sc. U. S. A. **7**. S. 225—229.
- Lippincott, W. A.**, 1921. Further data on the inheritance of blue in poultry. Am. Naturalist. **55**. S. 289—327. 3 Taf. 1 Textf.
- Little, C. C.**, 1921. Non-disjunction of the fourth chromosome of *Drosophila*. Science N. S. **53**. S. 167.
- Lynch, C. G.**, 1921. Short ears an autosomal mutation in the house mouse. Am. Naturalist. **55**. S. 421—426. 1 Textf.
- Mavor, J. W.**, 1921. On the elimination of the X chromosome from the egg of *Drosophila melanogaster* by x-rays. Science N. S. **54**. S. 277—279.
- Meirowsky, E. u. Lewen, L.**, 1921. Tierzeichnung, Menschenscheckung und Systematisation der Muttermäler. Berlin, J. Springer. 79 S. 19 Taf. 19 Textf.
- Mohr, O. L. and Sturtevant, A. H.**, 1919. A semi-lethal in *Drosophila funebris* that causes an excess of males. Proceed. Soc. Exp. Biol. and Medicine. **16**. S. 95—96.
- Onslow, H.**, 1921. The inheritance of wing-colour in Lepidoptera V. Melanism in *Abraxas grossulariata* (var. *variegata* Porritt). Journ. Genetics. **11**. S. 123—140. 1 Taf. 6 Textf.
- Onslow, H.**, 1921. The inheritance of wing colour in Lepidoptera VI. Journ. of Genetics. **11**. S. 277—292. 1 Taf. 10 Textf.
- Onslow, H.**, 1921. The inheritance of wing-colour in Lepidoptera VII. Journ. of Genetics. **11**. S. 293—298. 1 Taf.
- Payne, T. A. and Denny, M.**, 1921. The heredity of orange eye-color in *Drosophila melanogaster*. Am. Naturalist. **55**. S. 377—381.
- Pearl, R.**, 1921. Experimental studies on the duration of life. The scientific Monthly (August) S. 143—162.
- Philipps, J. C.**, 1921. A further report on species crosses in bird. Genetics. **6**. S. 366—383. 5 Textf.
- Pitt, F.**, 1921. Notes on the genetic behaviour of certain characters in the polecat, ferret, and in polecat-ferret hybrids. Journ. Genetics. **11**. S. 99—116. 2 Taf. 1 Textf.
- Poll, H.**, 1921. Das Zahlenverhältnis der Geschlechter bei Vogelmischlingen. Journ. f. Ornithologie. S. 512—526. 1 Taf.
- Punnet, R. C. and Pease, M. S.**, 1921. Genetic Studies in Poultry IV On the barred plumage of certain breeds. Journ. of Genetics. **11**. S. 235 bis 243. 2 Textf.

- Rabaud, E.**, 1919. Recherches sur l'hérédité et la variation. Etude expérimentale et théorie physiologique. Suppl. Bull. Biol. France et Belgique. 1. S. 313. 19 Textf.
- Rimsky-Korsakow, M.**, 1920. Beobachtungen über Variabilität und Vererbung bei den Schlupfwespen. (Russ. mit deutschen Resumé.) Arb. Naturforsch. Gesellschaft Petersburg. 51. S. 89—111. 7 Textf.
- Roberts, E.**, 1921. Polydactylism in cattle. Journ. Heredity. 12. S. 84—86. 5 Textf.
- Saxton, E. W. and Huxley, T. S.**, 1921. Intersexes in *Gammarus chevreuxi* and relative forms. Journ. of the Marine Biological Association. 12. S. 506—556. 9 Tafeln. 6 Textf.
- Schaxel, J.**, 1921. Die Formregulationen in der Entwicklung des Axolotls. Verhandl. Deutsch. Zool. Ges. 26. Vers. S. 23—25.
- Schischkoff, G. u. Konsuloff, St.**, 1921. Die Variabilität der Mückenart *Grahamia dorsalis* (Meigen). Zool. Anz. 53. S. 193—205. 2 Textf.
- Standley, P. C.**, 1921. Albinism in the black bear. Science N. S. 54 S. 74.
- Stieve, H.**, 1920. Der Einfluß von veränderten äußeren Bedingungen auf die Ovarien der Molche. Verhandl. Anatom. Ges., Anatom. Anz. Ergänzt.-Bd. 53. S. 4—16.
- Stieve, H.**, 1921. Über den Einfluß der Umwelt auf die Eierstöcke der Tritonen. Ein Beitrag zur Frage nach der Vererbbarkeit erworbener Eigenschaften und der Parallelinduktion. Arch. Entw.-Mech. 49 S. 179 bis 267. 2 Taf.
- Stolte H. A.**, 1921. Über experimentell bewirkte Sexualität bei Naiden. Verhandl. Deutsch. Zool. Ges. 26. Vers. S. 71—73.
- Stolte, H. A.**, 1921. Untersuchungen über experimentell bewirkte Sexualität bei Naiden. Biol. Zentralbl. 41. S. 535—557.
- Sturtevant, A. H.**, 1921. A case of rearrangement of genes in *Drosophila*. Proc. Nation. Acad. Sc. U. S. A. 7. 235—237.
- Sturtevant, A. H.**, 1921. Genetic studies on *Drosophila simulans*. II. Sex-linked groups of genes. Genetics. 6. S. 43—64.
- Sturtevant, A. H.**, 1921. Genetic studies on *Drosophila simulans*. III. Autosomal genes. General discussion. Genetics. 6. S. 179—207. 6 Textf.
- Taliaferro, W. H.**, 1921. Variation and inheritance in size in *Trypanosoma Lewisi*. I u. II. Proc. Nation. Acad. Sc. U. S. A. 7. S. 138—143, 163 bis 168.
- Vaulx, R. de la**, 1921. L'intersexualité chez un Crustacé Cladocère (*Daphnia atkinsoni*). Bull. Biol. France et Belgique. 55. S. 1—86 2 Taf. 35 Textf.
- Voss, F.**, Bastardierung von *Cygnopsis cygnoides* var. dom. mit *Cygnus olor*. Verhandl. Deutsch. Zool. Ges. 26. Vers. S. 79—80.
- Wachter, W. L.**, 1921. Data concerning linkage in mice. Am. Naturalist 55. S. 412—420.
- Walker, E. W. A.**, 1922. Studies in bacterial variability. Proc. Royal Soc. London. B 93 S. 54—68.
- Wanter, G. H. M.**, 1921. The Location of a New Second Chromosome Eye Colour Gene in *Drosophila melanogaster*. Hereditas. II S. 391—394.

- Wesenberg, C.**, 1920—21. Contributions to the Biology of the Danish Culi-  
cidae. Mém. Acad. roy. Sciences et Lettres Danemark Sect. Sciences  
8. série. **7**. 208 S. 21 Taf. 19 Textf.
- Witschi, E.**, 1921. Der Hermaphroditismus der Frösche und seine Bedeutung  
für das Geschlechtsproblem und die Lehre von der inneren Sekretion  
der Keimdrüsen. Arch. Entw.-Mech. **49**. S. 316—358. 2 Taf. 10 Textf.
- Wright, S. and Lewis, P. A.**, 1921. Factors in the resistance of guinea pigs  
to tuberculosis with especial regard to inbreeding and heredity. Am.  
Naturalist. **55**. S. 21—50.
- Zeleny, C.**, 1921. The direction and frequency of mutation in the bar-eye  
series of multiple allelomorphs of *Drosophila*. Jour. Exp. Zool. **34**.  
S. 203—233. 5 Textf.
- Zeleny, C.**, 1921. Decrease in sexual dimorphism of bar-eye *Drosophila*  
during the course of selection for low and high facet number. Am.  
Naturalist. **55**. S. 404—411.

### c) Mensch.

- Bauer, J.**, 1921. Konstitution und Tuberkulose. Mediz. Klinik. **17**. S. 1045  
bis 1047.
- Becker, W. H.** 1921. Was wird aus den Kindern alter Erstgebärender?  
Ein Beitrag zur Vererbungslehre. Archiv für Rassen- u. Gesellsch.bilogie.  
**13**. S. 277—297.
- Bergmann, E.**, 1921. Studies in Heredo-ataxia. Upsala Läkareförenings  
förhandlingar. Ny följd. **26**. S. 1—57.
- Berliner, M.**, 1921. Untersuchungen über den Habitus der Zwerge. Zeitschr.  
f. experimentelle Pathologie u. Therapie. **22**. S. 152—169. 8 Textf.
- Budde, M.**, 1921. Eine seltene Kniegelenksmißbildung, zugleich ein Beitrag  
zur Lehre vom angeborenen Schienbeindefekt. Deutsche Zeitschrift f.  
Chirurgie. **166**. S. 285—300. 4 Taf.
- Dohi, K.**, 1921. Über Epidermolysis bullosa hereditaria bei zwei Geschwistern  
aus einer blutsverwandten Familie. (Japanisch). Japanische Zeitschrift  
für Dermatologie u. Urologie. **21**. S. 256—263.
- Eickstedt, E. v.**, 1921. Rassenelemente der Sikh, mit einem Anhang über  
biometrische Methoden. Zeitschr. f. Ethnologie. **52**. S. 318—394.
- Entres, J. L.**, 1921. Zur Klinik und Vererbung der Huntingtonschen Chorea.  
Monogr. a. d. Gesamtgebiete der Neurologie u. Psychiatrie. Studien über  
Vererbung und Entstehung geistiger Störungen von Rüdin; Nr. 3.  
149 S. 2 Taf. 1 Textf. 18 Stammb.
- Fischer, J.**, 1921. Zur Frage des konstitutionell-kongenitalen Charakters  
der Otosklerose. Morphologische Anomalien des Innenohres als Ausdruck  
der konstitutionellen Minderwertigkeit des Gehörorganes. Monatsschrift  
für Ohrenheilkunde und Laryngo-Rhinologie. **55**. S. 31—35 u. 127—143.  
5 Taf.
- Frets, G. P.**, 1921. Heredity of headform in man. Genetica. **3**. S. 193  
bis 400. 14 Tabellen.
- Fuchs, W.**, 1921. Psychiatrisch-erbbiologische Korrelationsphänomenologie.  
Zeitschr. ges. Neurologie u. Psychiatrie. **69**. S. 158—168.



- Heissen, F.**, 1920. Zur Frage der Erbllichkeit vagotonisch bedingter Krankheiten (Bronchialasthma, Ulcus pepticum). Münchener mediz. Wochenschrift. **67.** Jahrg. Bd. 2. S. 1406—1407.
- Heissen, F.**, 1921. Nochmals zur Frage der Erbllichkeit vagotonisch bedingter Krankheiten (Erwiderung zu den Bemerkungen von F. Lenz in Nr. 51 1920 dieser Wochenschrift). Münchener mediz. Wochenschr. **68.** Jahrg. Bd. 1. S. 209—210.
- Hoffmann, H.**, 1921. Die Nachkommenschaft bei endogenen Psychosen. Monographien a. d. Gesamtgebiet d. Neurologie u. Psychiatrie: Studien über Vererbung und Entstehung geist. Störungen, herausgeg. von E. Rüdin; Nr. 2. 233 S.
- Hopmann, R.**, 1921. Familiäres Vorkommen reiner Mitralstenose nach Endokarditis. Berl. Klinische Wochenschrift. **58.** Jahrg. S. 1322—23.
- Klopstock, A.**, 1921. Familiäres Vorkommen von Cyklopie u. Arrhinen-cephalie. Monatsschrift für Geburtshilfe u. Gynäkologie. **56.** S. 59 bis 71. 2 Taf.
- Lange, J.**, 1921. Über manisch depressives Irresein der Juden. Münchener Mediz. Wochenschrift. **68.** Jahrg Bd. 2. S. 1357—1359.
- Leegaard, F.**, 1921. Familiaer optraeden av peritonsillaerabsces (Angina phlegmonosa). Norsk Magazin for Laegevidenskaben. **5.** Raekke. **19.** Bind. S. 381—390.
- Lenz, F.**, 1921. Entstehen die Schizophrenien durch Auswirkung rezessiver Erbanlagen. Münchener med. Wochenschr. **68.** Jahrg. Bd. 2. S. 1325 bis 1326.
- Lenz, F.**, 1920. Zur Frage der Erbllichkeit vagotonisch bedingter Krankheiten. Münchener med. Wochenschr. **67.** Jahrg. Bd. 2. S. 1473.
- Mautner, H.**, 1921. Über ein familiär auftretendes letales Krankheitsbild mit Blasenbildung (Pemphigus hereditarius). Monatsschrift f. Kinderheilkunde. **22.** S. 15—17.
- Mayer, O.**, 1920. Zwei Fälle von ererbter labyrinthärer Schwerhörigkeit. Zeitschr. für Ohrenheilkunde etc. **80.** S. 175—191.
- Neurath, R.**, 1920. Demonstration eines Falles von familiärer multipler Kartilaginöser Exostose (Dipplasia exostotika). Mitteilungen der Gesellsch. für innere Medizin u. Kinderheilkunde in Wien. **19.** Jahrg. S. 108.
- Paulsen, J.**, 1921. Messen und Entstehung der Rassenmerkmale. Arch. f. Anthropologie N. F. **18.** S. 60—71. 1 Taf. 7 Textf.
- Paulsen, J.**, 1921. Asthenischer und apoplektischer Habitus. Beitrag zur Ätiologie der Rassenunterschiede. Arch. Anthropologie N. F. **18.** S. 219—225.
- Pearl, R.**, 1921. The biology of death. V. The inheritance of duration of life in man. The Scientific Monthly; July. S. 1—65.
- Pol,** 1921 „Brachydaktylie“ — „Klinodaktylie“ — Hyperphalangie und ihre Grundlagen etc. Virchow's Archiv. **229.** S. 388—530. 21 Textf.
- Popper, E.**, 1921. Klinische Studien zur Genese der Schizophrenien. I u. II. Monatsschrift für Psychiatrie u. Neurologie. **50.** S. 159—186 u. 235 bis 250.

- Salzmann, M.**, 1920. Über wiederholte Masern. Zeitschr. für Kinderheilkunde. **24.** S. 205—219.
- Schubert, A.**, 1921. Die Ursachen der angeborenen Schiefhalsekrankung. Deutsche Zeitschrift für Chirurgie. **167.** S. 32—59. 1 Textf.
- Seyfarth, C.**, Beiträge zum totalen Albinismus, seine Vererbung und die Anwendung der Mendelschen Vererbungsgesetze auf menschliche Albinos. Virchow's Archiv. **228.** S. 493—510. 74 Textf.
- Siemens, H. W.**, 1921. Die Vererbungspathologie der Haut. Münchener mediz. Wochenschrift. **68.** Jahrg. Band 2. S. 1487—1488.
- Strauss, H.**, 1921. Über hereditäres u. familiäres Vorkommen von Ulcus ventriculi et duodeni. Münchener Mediz. Wochenschrift. **68.** Jahrg. Bd. 1. 274—275.
- Weitz, W.**, 1921. Über die Vererbung bei Muskeldystrophie. Deutsche Zeitschrift für Nervenheilkunde. **73.** S. 143—204.
- Zimmermann, R.**, 1921. Über klinische Immunität bei Lungentuberkulose. Deutsche mediz. Wochenschrift. **47.** Jahrgang. S. 1354—1355.

### III. Arbeiten über Abstammungslehre, ausgehend von Tatsachen der vergleichenden Anatomie, Physiologie (Serologie) und Entwicklungsgeschichte, der Tier- und Pflanzengeographie.

#### a) Pflanzen.

- Chambers, R.**, 1921. The formation of the Aster on artificial parthenogenesis. Journ. gen. Physiology. **4.** S. 33—40.
- Fernald, M. L.**, 1921. The geographic distribution of hybrids. Science. N. S. **54.** S. 73—74.
- Fischer, H.**, 1921. Physiologische Leistungen primitivster Organismen in ihrer stammesgeschichtlichen Bedeutung. Centrabl. Bakt. u. Paras.kunde. II. Abt. **55.** S. 1—13.
- Holmboe, J.**, 1921. Nytteplanter og ugræs i Osebergfundet. Osebergfundet, Kristiania. **5.**
- Jeffrey, E. C.**, 1921. The geographical distribution of hybrids. Science. N. S. **53.** S. 556.
- Jeffrey, E. C.**, 1921. The geographical distribution of hybrids. Science. N. S. **54.** S. 517.
- Klimmer, M.**, 1921. Zur Artverschiedenheit der Leguminosen-Knöllchenbakterien, festgestellt auf Grund serologischer Untersuchungen. Centralbl. Bakt. u. Paras.kunde II. Abt. **55.** S. 281—293.
- Luyten, J. en Versluys, M. C.**, 1921. De periodiciteit van de knopontwikkeling bij Rhododendron, Azalea en Syringa (With a summary in English). Mededeel. v. d. Landbouwhoogeschool Wageningen. **22** Nr. 6. 128 S. 8 Taf. 62 Textf.
- Mol, W. E. de**, 1921. Over den invloed van kultuuromstandigheden op habitus en partieele sterilitet der pollenkorrels van Hyacinthus orientalis. Versl. gew. Verg. Kon. Akad. Wet. Amsterdam Afd. Wis- en Natuurk. **29.** S. 1125—1139. 2 Textf.

- Schaede**, 1921. Embryologische Untersuchungen zur Stammesgeschichte I u. II. Beitr. z. Biol. d. Pflanzen. **14**. S. 87—143.
- Scott, D. H.**, 1921. Het teegenwoordige standpunt der afstammingsleer, in verband met de oude geschiedenis der planten. *Genetica*. **3**. S. 417 bis 441.
- Sydow, H.**, 1921. Die Verwertung der Verwandtschaftsverhältnisse und des gegenwärtigen Entwicklungsganges zur Umgrenzung der Gattungen bei den Uredineen. *Ann. mykologici*. **19**. S. 161—176.
- Vavilov, N.**, 1917. On the origin of the cultivated rye. Russ. mit engl. Zusammenfassung. *Bull. of applied Botany*. S. 561—590. 1 Taf.

### b) Tiere.

- Anthony, R.**, 1920. L'exorchidie du *Mesoplodon* et la remontée des testicules au cours de la phylogénie des Cétacés. *R. R. Ac. Sc. Paris*. **170**. S. 529—531.
- Anthony, R. et Lionville, J.**, 1920. Les caractères d'adaptation du rein du Phoque de Ross (*Ommatophaca Rossi* Gray) aux conditions de la vie aquatique. *C. R. Ac. Sc. Paris*. **171**. S. 318—320.
- Becher, S.**, 1919. Flügelfärbung der Kolibris und geschlechtliche Zuchtwahl. *Anatom. Hefte*. **57**. S. 447—482.
- Bertin, L.**, 1921. Note préliminaire sur la notion d'espèce et la variabilité chez les Epinoches. *C. R. Ac. Sc. Paris*. **172**. S. 623—625.
- Bierens de Haan, J. A.**, 1921. Nieuwe experimenten over het versmelten van kiemen. *Genetica*. **3**. S. 401—410.
- Braun, F.**, 1920. Über die Entwicklung der artlich verschiedenen Vogellieder. *Die Naturwissenschaften*. **8**. S. 804—808.
- Broman, J.**, 1920. Über rudimentäre Hautorgane beim menschlichen Embryo und über die Phylogenese von Milchdrüsen und Tasthaaren. *Verhandl. Anatom. Ges., Anatom. Anz. Ergänz.-Bd.* **53**. S. 27—38 10 Textf.
- Brüel, L.**, 1921. Artumbildungs- und Variabilitätsstudien am Nervensystem von *Firoloida kowalevskyi* Vayss (desmaresti). *Zool. Jahrb. Allg.* **38**. S. 517—564. 2 Taf.
- Butler, A. G.**, 1918. Ancestral characters in nestling. *Avicult. Mag.* **9**. S. 211—213, 234—237.
- Caulle, M. and Mesnil, F.**, 1918. Dimorphisme évolutif chez les Annélides polychètes. *C. R. Soc. Biol.* **81**. S. 707—709.
- Child, C. M.**, 1921. Studies on the dynamics of morphogenesis and inheritance in experimental reproduction. XI. Physiological factors in the development of the planarian head. *Journ. Exper. Zool.* **33**. S. 409. 33 Textf.
- Fernandez, M.**, 1921. Schuppe, Haar und Haarscheibe der Säugetiere. *Anatom. Anz.* **54**. S. 505—526. 1 Taf. 2 Textf.
- Hanna, H. D.**, 1921. Genital organs of hermaphroditic fur seal. *Am. Naturalist*. **55**. S. 473—475.
- Hegner, R. W. and Hsiang-Jong Wu**, 1921. An analysis of the relation between growth and nuclear division in a parasitic infusorian, *Opalina* sp. *Am. Naturalist*. **55**. S. 335—346. 20 Textf.

- Hogben, L. T. and Huxley, T. S.**, 1922. Experiments on Amphibian metamorphosis and pigment responses in relation to internal secretions. *Proceed. Royal Society London B.* **93**. S. 136—153.
- Hopkins, H. S.**, 1921. The conditions for conjugation in diverse races of *Paramecium*. *Journ. Exper. Zool.* **34**. S. 339—384.
- Huxley, J. S.**, 1921. Differences in viability in different types of regenerates from dissociated sponges, with a note on the entry of somatic cells by spermatozoa. *Biological Bulletin.* **40**. S. 127—129.
- Jordan, D. S.**, 1921. Latitude and vertebrae. *Science. N. S.* **54**. S. 490—491.
- Moore, C. R.**, 1921. On the physiological properties of the gonads as controllers of somatic and psychical characteristics. IV. Gonad transplantation in the guinea-pig. *Journ. Exper. Zool.* **33**. S. 365—389. 4 Textf.
- Moser, F.**, 1921. Ursprung und Verwandtschaftsbeziehungen der Siphonophoren. Versuch einer Urmedusentheorie. *Sitzungsber. Preuß. Akad. Wiss. Berlin.* S. 611—615.
- Moser, F.**, 1921. Ursprung und Verwandtschaftsbeziehungen der Siphonophoren: Versuch einer Urmedusentheorie. *Zool. Anz.* **53**. S. 97—100.
- Moser, F.**, 1921. Die phylogenetische Entwicklung der Siphonophoren in neuer Darstellung. *Zool. Anz.* **53**. S. 100—102.
- Newman, H. H.**, 1921. On the occurrence of paired madreporic pores and pore canals in the advanced bipennaria larvae of *Asterina* (Patiria) miniata together with a discussion of significance of similar structures in other Echinoderm larvae. *Biological Bulletin.* **40**. S. 118—125. 3 Textf.
- Newman, H. H.**, 1921. The experimental production of twins and double monsters in the larvae of the starfish *Patiria miniata* together with a discussion of the causes of twinning in general. *Journ. Exper. Zool.* **33**. S. 321—352. 46 Textf.
- Ohshima, H.**, 1921. Inhibitory effect of dermal secretion of the sea-urchin upon the fertilizability of the egg. *Science. N. S.* **54**. S. 578—580.
- Pearl, R. and Schoppe, W. J.**, 1921. Studies on the physiology of reproduction in the domestic fowl. XVIII. Further observations on the anatomical basis of fecundity. *Journ. Exper. Zool.* **34**. S. 101—118. 2 Textf.
- Richards, A. and Thompson, J. T.**, 1921. The migration of the primary sex-cells of *Fundulus heteroclitus*. *Biological Bulletin.* **40**. S. 325—348.
- Stockard, C. R.**, 1921. A probable explanation of solyembryony in the armadillo. *Am. Naturalist.* **55**. S. 62—68.
- Willer, B. H.**, 1921. Structures and homologies of freemartin gonads. *Journ. Exper. Zool.* **33**. S. 63—127. 18 Textf.

### c) Mensch.

- Broman, J.**, 1920. Über rudimentäre Hautorgane beim menschlichen Embryo und über die Phylogenese von Milchdrüsen und Tasthaaren. *Anat. Anz. Ergänz.-Bd.* **53**. S. 27—38. 10 Textf.
- Dauforth, C. H.**, 1919. Resemblance and difference in twins. *Journ. of Heredity.* **10**. S. 398—409. 7 Textf.

- Fairechild, D.**, 1919. Twins: their importance as furnishing Evidence of the limitations of Environment. *Journ. of Heredity*. **10**. S. 387—397. 7 Textf.

#### IV. Arbeiten über die cytologische Basis der Vererbungserscheinungen.

##### a) Pflanzen.

- Beer, R.**, 1921. Notes on the cytology and genetics of the genus *Fuchsia*. *Journ. Genetics*. **11**. S. 213—228. 3 Taf.
- Belling, J.**, 1921. The behavior of homologous chromosomes in a triploid *Canna*. *Proc. Nation. Acad. Sc. U. S. A.* **7**. S. 197—207.
- Blakeslee, A. F.**, 1921. The globe, a simple trisomic mutant in *Datura*. *Proc. Nation. Acad. Sc. U. S. A.* **7**. S. 148—152.
- Blaringhem, L.**, 1921. Sur le pollen du lin. *C. R. Ac. Sc. Paris*. **172**. S. 1603.
- Bremer, G.**, 1921. Een cytologisch onderzoek aan eenige Soorten en Soortsbastaarden van het geslacht *Secharum*. Dissert. Landbouwhoogeschool Wageningen. 's Gravenhage, Mouton en Co. 111 S. 92 Textf.
- Clausen, J.**, 1921. Studies on the collective species *Viola tricolor* L. (Preliminary notes). *Botanisk Tidsskrift*. **37**. S. 205—221. 3 Taf. 1 Textf.
- Czaja, A. T.**, 1921. Über Befruchtung, Bastardierung und Geschlechtertrennung bei Prothallien homosporer Farne. *Zeitschr. f. Bot.* **13**. S. 545—596.
- Haase-Bessell, G.**, 1921. Digitalisstudien II. *Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererbgs.* **27**. S. 1—26. 1 Taf.
- Hance, R. T.**, 1921. Review of Yoshinari Kuwada: Die Chromosomenzahl von *Zea Mays* L. *Jour. of the Col. of Science, Imp. Univ. of Tokyo*. Vol. 39, Art. 10, 1919. *Am. Nat.* **55**. S. 268—275.
- Litardière, R. de**, 1921. Le dimorphisme des éléments chromosomiques chez le *Polypodium Schneideri* pendant les périodes de télophase et d'interphase. *C. R. Acad. Sc. Paris*. **172**. S. 607—608.
- Mol, W. E. de**, 1921. De l'existence de variétés hétéroplôides dans les cultures hollandaises. *Arch. néerl. Sc. exactes et natur. Serie III B*. T. 4. S. 18—117. 13 Taf.
- Nikolaewa, A.**, 1920. Zur Cytologie der *Triticum*-arten. (Russisch.) Verhandl. d. Kongresses f. Pflanzenzüchtung in Saratow.
- Nikolaewa, A.**, 1920. Zur Kenntnis der Chromosomenzahl in der Gattung *Avena*. (Russisch.) Verhandl. d. Kongresses f. Pflanzenzüchtung in Saratow.
- Renner, O.**, 1921. Heterogamie im weiblichen Geschlecht und Embryosackentwicklung bei den *Onothere*n. *Zeitschr. f. Bot.* **13**. S. 609—637.
- Sax, K.**, 1921. Sterility in wheat hybrids. I. Sterility relationships and endosperm development. *Genetics*. **6**. S. 399—416.
- Schaede**, 1921. Embryologische Untersuchungen zur Stammesgeschichte I u. II. *Beitr. z. Biol. d. Pflanzen*. **14**. S. 87—143.

- Showalter, A. M.**, 1921. The chromosomes of *Conocephalum conicum*. Science. N. S. 53. S. 333.
- Showalter, A. M.**, 1921. Abnormal ovules in *Hyacinthus*. *Torreyana*. 21. S. 62—63. 2 Textf.

## b) Tiere.

- Alverdes, F.**, 1921. Der Einfluß einer Radiumbestrahlung auf die Keimzellen von *Cyclops*. Verhandl. Deutsch. Zool. Ges. 26. Vers. S. 31—32.
- Baehr, V. de**, 1921. Hérité et sexe d'après les recherches cytologiques et génétiques (poln. mit frz. Résumé). Soc. scient. de Poznan. Trav. Commission Sc. mathem. et natur. Série B. 1. S. 85—141
- Bélař, K.**, 1921. Morphologische und experimentelle Untersuchungen über die Befruchtung von *Actinophrys sol.* Verhandl. Deutsch. Zool. Ges. 26. Vers. S. 46—48.
- Bridges, C. B.**, 1921. Current maps of the location of the mutant genes of *Drosophila melanogaster*. Proc. Nation. Acad. Sc. U. S. A. 7. S. 127 bis 134.
- Bridges, C. B.**, 1921. Genetical and cytological proof of non-disjunction of the fourth chromosome of *Drosophila melanogaster*. Proc. Nation. Acad. Sc. U. S. A. 7. S. 186—197.
- Gelei, J.**, 1921. Weitere Studien über die Oogenese des *Dendrocoelum lacteum*. II. Die Längskonjugation der Chromosomen. Arch. Zellforsch. 11. S. 88—169. 6 Taf., 7 Textf.
- Harms, W.**, 1921. Verwandlung des Bidderschen Organs in ein Ovarium beim Männchen von *Bufo vulgaris* Laur. Zool. Anz. 53. S. 253—265. 8 Textf.
- Heilbrunn, L. V.**, 1921. Viscosity changes during mitosis. Journ. Exp. Zool. 34. S. 417—447.
- Honda, H.**, 1921. Spermatogenesis of aphids. Biological Bulletin. 40. S. 349 bis 369. 4 Taf.
- Hovasse, R.**, 1921. L'activation parthénogénétique des oeufs de grenouille rousse (*Rana temporaria* L.) dans les milieux hypotoniques et hypertoniques. C. R. Ac. Sc. Paris. 172. S. 1137—1140.
- Krediet, G.**, 1921. Ovariotestes bei der Ziege. Biol. Zentralbl. 41. S. 447 bis 455.
- Lancefield, R. C. and Metz, C. W.**, 1921. Non-disjunction and the chromosome relationships of *Drosophila willistoni*. Proc. Nation. Acad. Sc. U. S. A. 7. S. 225—229.
- Lillie, F. R.**, 1921. Studies of fertilization. VIII. On the measure of specificity in fertilization between two associated species of the sea-urchin genus *Strongylocentrotus*. Biological Bulletin. 40. S. 1—22.
- Lillie, F. R.**, 1921. Studies of fertilization. IX. On the question of superposition of fertilization on parthenogenesis in *Strongylocentrotus purpuratus*. Biological Bulletin. 40. S. 23—31.
- Morgan, T. H.**, 1921. Die stoffliche Grundlage der Vererbung. Deutsche Ausgabe von H. Nachtsheim. Berlin. Gebr. Borntraeger. VIII + 291 S. 118 Textf.

- Newman, H. H.**, 1921. On the development of the spontaneously parthenogenetic eggs of *Asterina* (*Patiria*) *miniata*. *Biological Bulletin*. **40**. S. 105. 12 Textf.
- Painter, T. S.**, 1921. Studies in reptilian spermatogenesis. I. The spermatogenesis of lizards. *Jour. Exper. Zool.* **34**. S. 281—318. 4 Taf., 6 Textf.
- Painter, T. S.**, 1921. The y-chromosome in mammals. *Science*. N. S. **53**. S. 503—504.
- Poisson, R.**, 1921. Spermatogénèse et chromosome exceptionnel chez *Naucoris maculatus* Fab. *C. R. Ac. Sc. Paris*. **172**. S. 873—875.
- Riddle, O. and Behre, E. H.**, 1921. Studies on the physiology of reproduction in birds. IX. On the relation of stale sperm to fertility and sex in ring-doves. *Amer. Journ. Physiology*. **57**. S. 228—249.
- Schrader, F.**, 1921. The chromosomes of *Pseudococcus nipae*. *Biological Bulletin*. **40**. S. 259—267.
- Seiler, J.**, 1921. Geschlechtschromosomen - Untersuchungen an Psychiden. II. Die Chromosomenzyklen von *Fumea casta* und *Talaeporia tubulosa*. „Non-Disjunction“ der Geschlechtschromosomen. *Arch. Zellforsch.* **16**. S. 1—18. 1 Taf., 4 Textf.
- Seiler, J. und Haniel, C. B.**, 1921. Das verschiedene Verhalten der Chromosomen in Eireifung und Samenreifung von *Lymantria monacha* L. Ein zytologischer Beitrag zur Austausch- (Crossing over-) Hypothese. *Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererbgs.* **27**. S. 81—103. 1 Taf., 6 Textf.
- Stieve, H.**, 1920. Der Einfluß von veränderten äußeren Bedingungen auf die Ovarien der Molche. *Verhandl. Anatom. Ges., Anatom. Anz. Ergän.-Bd.* **53**. S. 4—16.
- Stieve, H.**, 1921. Über den Einfluß der Umwelt auf die Eierstöcke der Tritonen. Ein Beitrag zur Frage nach der Vererbbarkeit erworbener Eigenschaften und der Parallelinduktion. *Arch. Entw.-Mech.* **49**. S. 179 bis 267. 2 Textf.
- Walter, A. C.**, 1921. The spermatogenesis of *Ascaris felis* Goeze. *Journ. Exper. Zool.* **34**. S. 189—201. 2 Textf.
- Witschi, E.**, 1921. Der Hermaphroditismus der Frösche und seine Bedeutung für das Geschlechtsproblem und die Lehre von der inneren Sekretion der Keimdrüsen. *Arch. Entw.-Mech.* **49**. S. 316—358. 2 Taf., 10 Textf.
- Woodruff, L. L.**, 1921. Micronucleate and amiconucleate races of Infusoria. *Journ. Exp. Zool.* **34**. S. 329—337. 4 Textf.

### c) Mensch.

- Goette, K.**, 1921. Beitrag zur Atrophie des menschlichen Hodens. Veröff. a. d. Gebiete d. Kriegs- u. Konstit.-Pathol. Heft **9**. 31 S. 8<sup>0</sup>.
- Meisenheimer, J.**, 1921. Geschlecht und Geschlechter im Tierreiche. Bd. 1. Die natürlichen Beziehungen. Jena. G. Fischer. 896 S. 4<sup>0</sup>. 737 Textf.
- Tiedje, H.**, 1921. Die Unterbindung am Hoden und die „Pubertätsdrüsenlehre“. Veröffentl. a. d. Kriegs- u. Konstit.-Pathol. Heft **8**. S. 1—26.

## V. Angewandte Vererbungslehre in Züchtung, Soziologie und Medizin.

### a) Pflanzen.

- Atanasoff, D.**, 1920. Fusarium-blight (Scab) of wheat and other cereals. Journ. Agric. Research. **20**. S. 1—32.
- Aumiot, J.**, 1919. Rajeunissement et perfectionnement de la pomme de terre par semis, par hybridation et par sélection des mutations gemmaires. C. R. Acad. d'Agric. France. **5**. S. 905—910.
- Dowson, W. J.**, 1919. Hervorbringung von Weizensorten für die Hochebenen von British-Ostafrika durch Kreuzung und Auswahl. Nairobi, Brit. East-Africa Dep. Agriculture. Bull Nr. 4. S. 1—16.
- Fromme, F. D. and Wingard, S. A.**, 1919. Bean rust: its control through the use of resistant varieties. Virginia Agr. Exp. Stat. Bull. Nr. 220. 18 S. 5 Taf.
- Fruwirth, C. u. Roemer, T.**, 1921. Einführung in die landwirtschaftliche Pflanzenzüchtung. Berlin. Parey. 150 S. 4 Taf., 27 Textf.
- Harlan, H. V. and Anthony, S.**, 1920. Development of barley kernels in normal and dipped spikes and the limitations of awnless and hooded varieties. Journ. Agr. Research. **19**. S. 431—472.
- Hayes, H. K. and Garber, R. J.**, 1921. Breeding crop plants. New York, Mc Graw-Hill Book Comp. 328 S. gr. 8<sup>o</sup>. 66 Textf.
- Heribert - Nilsson, N.**, 1921. Metoder och teknik vid förädlingsarbetet, speciellt med hänsyn till korsbefruktarna. Nordisk Jordbrugsforskning (Beretning om Nordiske Jordbrugsforskeres Forenings Kongres i København Juli 1921). S. 278—297. 3 Textf.
- Herrmann, F.**, 1921. Zuchterfolge bei Massen- und Einzelauslese zur Erzielung groß- und kleinkörniger Bohnensorten. Bericht der höheren staatlichen Lehranstalt für Obst- und Gartenbau zu Proskau 1918/19. Landw. Jahrbücher. **56**. Erg.-Bd. I. S. 106.
- Herrmann, F.**, 1921. Über die Befruchtungsverhältnisse der Tomate und Züchtung einer gegen Blattrollkrankheit widerstandsfähigen Tomatensorte durch Auslese. Bericht der höheren staatlichen Lehranstalt für Obst- u. Gartenbau zu Proskau 1918/19. Landw. Jahrbücher. **56**. Erg.-Bd. I. S. 111.
- Kroemer, K.**, 1921. Beobachtungen über Ertragskreuzungen von amerikanischen Reben. Bericht über die Tätigkeit der wissenschaftlichen Abteilung der Rebenveredlungsstation Geisenheim. Landw. Jahrbücher. **56**. Erg.-Bd. I. S. 139—144.
- Lindhard, E.**, 1921. Der Rotklee, *Trifolium pratense* L., bei natürlicher und künstlicher Zuchtwahl. Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung. **8**. S. 95 bis 121. 4 Textf.
- Melchers, L. E. and Parker, J. H.**, 1920. Three winter-wheat varieties resistant to leaf-rust in Kansas. Phytopathology. **10**. S. 164—171. 3 Textf.
- Munerati, O.**, 1920. Osservazioni et ricerche sulla barbabietola da Zucchero I. Reale Accad. dei Lincei. 37. Jahrg., 5. série vol. XIII. S. 177—322.
- Parnell, F. R.**, 1921. Note on the detection of segregation by the examination of the pollen grains of Rice. Journ. of Genetics. **11**. S. 209 bis 212. 1 Taf.



- Peglion, V.**, 1919. Das Verhalten einiger Weizensorten gegenüber dem Steinbrand. Rendic. R. Acad. Lincei, Cl. sci. fis., mat. et nat. **28**. S. 398—400.
- Peltier, G. S. and Neal, D. C.**, 1918. Overwintering of the Citrus-canker organism in the bark tissue of hardy Citrus hybrids. Journ. Agr. Res. **14**. S. 523—524. 1 Taf.
- Plahn, H.**, 1921. Die histologische Beschaffenheit des Wurzelkörpers der Beta-Rüben im Sinne züchterischer Auslese. Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung. **8**. S. 195—205.
- Reed, G. M.**, 1920. Varietal resistance and susceptibility of oats to powdery mildew, crown rusts and smuts. Mo. Agr. Exp. Stat. Research Bull. Nr. 37. S. 3—41. 4 Taf.
- Schlecht, F.**, 1921. Untersuchungen über die Befruchtungsverhältnisse bei Rotklee (*Trifolium pratense*). Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung. **8**. S. 121 bis 157. 3 Textf.
- Tedin, H.**, 1921. Växtförädlingens framtids uppgifter och framtids utsikter. Sveriges Utsädesförenings Tidskrift. S. 156—170.

#### b) Tiere.

- Ashby, R. C. and Malcomson, A. W.**, 1920. Variation of individual pigs in economy of gain. Journ. agr. Research. **19**. S. 225—234.
- Castle, W. E.**, 1921. Genetics of the „chinchilla“ rabbit. Science, N. S. **53**. S. 387.
- Detlefsen, J. A. and Holbrook, F. M.**, 1921. Skunk breeding. Journ. Heredity. **12**. S. 243—254. 9 Textf.
- Ellinger, T.**, 1921. The influence of age on fertility in swine. Proc. Nation. Acad. Sc. U. S. A. **7**. S. 134—138.
- Feige, E.**, 1921. Variationsstatistische Untersuchungen an Haustieren. II. u. III. Fühlings Landw. Zeitung. **70**. Jahrg. S. 335 u. 373.
- Harris, J. A., Kirkpatrick, W. F., and Blakeslee, A. F.**, 1921. The prediction of annual egg production from the records of limited periods. Proc. Nation. Acad. Sc. U. S. A. **7**. S. 213—221.
- Huff, F.**, 1921. Über den Einfluß der Inzucht auf die Leistungen des Vollblutpferdes. Fühlings Landw. Zeitschr. Jahrg. 70. S. 47—61.
- Köppe-Norden**, 1921. Inzucht und Individualpotenz in der schwarzbunten Rinderzucht. **56**. Flugschr. dtsh. Ges. Züchtungskunde. 23 S. 5 Taf.
- Kronacher, C.**, 1921. Züchtungsfragen. Arb. Landw.kammer Hannover. **50**. Heft. S. 11—28.
- Kronacher, C.**, 1921. Über die praktische Nutzenanwendung der neuen Ergebnisse der Vererbungsforshung. Südd. Landw. Tierzucht. Nr. 15 u. 16.
- Lochow, F. v.**, 1921. Beiträge über Leistungsprüfung und Zucht auf Leistung beim Milchvieh. Arb. der D. L. G. **H. 309**. 31 S.
- Pfeiler, W.**, 1921. Die Zucht und Erbfehler bei Stuten. Ihre Bedeutung und Eigenschaften als Vertragsmängel. § 492 B.G.B. Hannover, Hosang u. Co.
- Schickfus, E. v.**, 1921. Der Einfluß des Krieges auf die deutsche Pferdezucht. Landw. Jahrbücher. **56**. S. 491—560. 1 Textf.

## e) Mensch.

- Baur, E.**, 1921. Die biologische Bedeutung der Auswanderung für Deutschland. Archiv f. Frauenkunde u. Eugenik. 7. S. 206—208.
- Baur, E., Fischer, E. und Lenz, F.**, 1921. Grundriß der menschlichen Erblchkeitslehre und Rassenhygiene. München. Lehmann. 2 Bde. gr. 8°.
- Baur, E., Fischer, E. und Lenz, F.**, 1921. Menschliche Erblchkeitslehre. 1. Band von: Grundriß der menschlichen Erblchkeitslehre und Rassenhygiene von Baur, Fischer, Lenz. München. Lehmann. 305 S. gr. 8°. 65 Textf.
- Boas, F.**, 1922. Kultur und Rasse. 2. unv. Aufl. Berlin u. Leipzig. Verein wiss. Verleger. 256 S. 1 Kurve im Text.
- Broman, J.**, 1921. Om befruktningen samt om fruktsamhet och sterilitet från rassynpunkt. Svenska Sällskapets för Rasygien skriftserie V—VI. Lund, C. W. K. Gleerup. 1. 62 S. 8°.
- Darwin, L.**, 1921. The aims and methods of Eugenical societies. Science. N. S. 54. S. 313—323.
- Davenport, C. B.**, 1921. Research in Eugenics. Science. N. S. 54. S. 391 bis 397.
- Fischer, E.**, 1921. Die Bevölkerung der Baar. Badische Heimat. S. 20—22.
- Grote, L.**, 1921. Grundlagen ärztlicher Betrachtung. Einführung in begriffliche und konstitutions-pathologische Fragen der Klinik für Studierende und Ärzte. Berlin. J. Springer. 82 S. 4°. 2 Text.
- Key, W. E.**, 1920. Dissimilar heredity and social fitness as illustrated in a certain Pennsylvania family. Publications of Carnegie Inst. of Washington No. 296. Paper no 32. Station for experimental Evolution.
- Lenz, F.**, 1921. Menschliche Auslese und Rassenhygiene. Bd. 2 von: Grundriß der menschlichen Erblchkeitslehre und Rassenhygiene von Baur, Fischer, Lenz. München. Lehmann. 249 S. gr. 8°.
- Love, A. G. and Davenport, C. B.**, 1919. A comparison of white and colored troops in respect to incidence of disease. Proc. Nat. Acad. Sc. 5. S. 58—67.
- Lundborg, H. and Runnström.** 1921. The Swedish nation in word and picture. Stockholm. H. W. Tullberg Co. Ltd. 128 S. 4°. 31 Taf. 20 Textf.
- Nilsson, M. P.**, 1921. The Race Problem of the Roman Empire. Hereditas. 2. S. 370—390.
- Osborn, H. F.**, 1921. Eugenics -- the American and Norwegian program. Science. N. S. 54. S. 482—484.
- Poll, H.**, 1921. Descendenzhygiene und Bevölkerungspolitik. Berl. klin. Wochenschr. S. 482.
- Poll, H.**, 1921. Über Zeugegebote. Zeitschr. f. soziale Hygiene. Nr. 5. 8 S.
- Ulbrich, W.**, 1921. Die Gefahren der Vererbung und deren Abwehr. Gütersloh. Bertelsmann. 42 S. 8°.

## Paläontologische Literatur.

### 1. Allgemeines.

- Abel, O.**, 1920. Lehrbuch der Paläozoologie. Gustav Fischer, Jena. 1. 500 S. 8°. 700 Textfig.
- Clarke, J. M.**, 1921. Organic dependence and disease: Their origin and significance. Yale University Press. 1. S. 1—113. 105 Textfig.
- Clements, E. F.**, 1918. Scope and Significance of Paleo-Ecology. Bull. Geol. Soc. America. 29. S. 369—374.
- Dacqué, E.**, 1921. Vergleichende biologische Formenkunde der fossilen niederen Tiere. Berlin, Borntraeger. VIII u. 777S. 345 Textf.
- Diener, K.**, 1920. Paläontologie und Abstammungslehre. Samml. Göschel. 2. Aufl. Verein. Wissensch. Verleger Berlin-Leipzig. 1. S. 137. 9 Textfig.
- Dürken, B. und Salfeld, H.**, 1921. Die Phylogenese. Fragestellungen zu ihrer exakten Erforschung. Gebrüder Borntraeger, Berlin. 1. S. 1—59.
- Jackson, R. T.**, 1920. Value and Use of Stages in Teaching Palaeontology. Bull. Geol. Soc. America. 31. S. 395—400.
- Jaekel, Otto**, 1921. Die Stellung der Palaeontologie zu einigen Problemen der Biologie u. Phylogenie. Palaeontolog. Zeitschr. 3, 3. S. 213—239. 11 Textfig.
- Lang, W. D.**, 1919. Old Age and Extinction in Fossils. Proc. Geol. Ass. 30, 3. S. 102—113.
- Osborn, F.**, 1914. Rectigradations and Allometrons in Relation to the Conception of the „Mutations of Waagen“ of Species, Genera and Phyla. Bull. Geol. Soc. America. 25. S. 411—416. 3 Textfig.
- Schuchert, Ch.**, 1920. American Palaeontologists and the immediate Future of Palaeontology. Bull. Geol. Soc. America. 31. S. 363—374.
- Swinnerton, H. H.**, 1921. The Use of Graphs in Palaeontology. Geol. Mag. No. 686, 687. 58. S. 357—364, 397—409. 3 Textf.
- Troxell, Ed. L.**, 1921. The nature of a species in Palaeontology and a new Kind of Type Specimen. Journ. of Geol. 29. S. 475—479.
- Weller, St.**, 1920. Fossils as aids in Teaching Stratigraphy or applied Palaeontology. Bull. Geol. Soc. America. 31. S. 383—388.

### 2. Faunen.

- Abrard, R.**, 1920. Sur une faune mesioliasique de Sidi Mouley Yacoub (Maroc occidental). C. R. Acad. Sci. Paris. 170. S. 278—279.
- Adkins, W. S. and Winton, W. M.**, 1919. Palaeontological Correlation of the Fredericksburg and Washita Formation in North Texas. University of Texas Bull. No. 1945. S. 1—84. 21 Tafeln.
- Adkins, W. S.**, Austin 1920. The Weno and Pawpaw Formations of Texas Comanchean. Univ. of Texas. Bull. No. 1856 (1918). S. 1—170. 11 Taf. 13 Textf.
- Alkins, W. E.**, 1921. Fauna of the Brachiopod Beds at Cauldon, Staffs. Geol. Mag. 58, S. 367—369.

- Baker, Frank Collins**, 1920. The life of the Pleistocene or glacial period. University of Illinois Bulletin. **17**. S. 476. 8°. 57 Tafeln.
- Blankenhorn, M.**, 1916. Organische Reste im mittleren Buntsandstein Hessens. Sitzber. d. Ges. z. Beförd. d. ges. Naturwiss. Marburg. Nr. 2.
- Böhm, Joh.**, 1917. Über Versteinerungen aus der Hohen Mark östlich Lembeck in Westfalen. Zeitschr. Deutsch. Geol. Ges. Monatsber. **69**. S. 194.
- Böhm, Joh.**, 1918. Über die unterenone Fauna bei Lüdinghausen in Westfalen. Zeitschr. Deutsch. Geol. Ges. Monatsber. **70**. S. 74—75.
- Bonarelli, G. y Nagera, José Juan**, 1921. Observaciones Geológicas en las inmediaciones del Lago San Martín (Territorio de Santa Cruz). Minist. d. Agricult. d. Republ. Argentina. Direcc. General de Minas, Geol. e Hydrologia Bol. No. 27. Ser B. Geol. S. 1—39. 6 Taf.
- Bonarelli, G.**, 1921. Tercera Contribución al Conocimiento Geológico de las Regiones Petrolíferas subandinas del Norte (Provincias de Salta y Jujuy). Anal. Minist. d. Agricultura de la Republ. Argentina. Secc. Geol. Mineral. y Minas. **15**, 1. S. 1—96. 15 Taf., darunter 1 Karte u. 9 Textf.
- Bubnoff, S. v.**, 1921. Die ladinische Fauna von Torno (Mezzovalle) bei Predazzo. Verh. naturhist.-med. Ver. Heidelberg. N. F. **14**. S. 257—635, 3 Taf. 18 Textf.
- Burekhardt, C.**, 1919/21. Faunas jurasicas de Symon (Zacatecas) y faunas cretácicas de Zumpango del Río (Guerrero). Bol. Inst. Geol. de México. Bol. 33, 2 Bde. 135 S. 1 Atlas mit 32 Tafeln.
- Chapman, F.**, 1921. On Ostracoda, Foraminifera and some organisms related to Calcisphaerae from the Devonian of Germany. Journ. Roy. Microscopical Soc. S. 329—340. 8 Taf.
- Cowper Reed, F. R.**, 1917. Ordovician and Silurian fossils from Yun-Nan. Mem. Geol. Surv. India, Palaeontographica indica. N. S. **6**, 3. S. 1—69. 8 Taf.
- Cowper Reed, F. R.**, 1920. Carboniferous Fossils from Siam. Geol. Mag. **57**. S. 113—120, 172—178. 1 Taf. 1 Textf.
- Dahmer, G.**, 1919. Studien über die Fauna des Oberharzer Kahlebergsandsteins II. Jahrb. Preuß. Geol. Landesamt. **40**, II, 2. S. 161—306. 12 Taf. 7 Textf.
- Dahmer, G.**, 1916. Studien über die Fauna des Oberharzer Kahlebergsandsteins I. Jahrb. Preuß. Geol. Landesamt. **37**, I, 3. S. 443—526. 4 Taf.
- De Toni, A.**, 1914. Illustrazione della Fauna Triasica di Valdepena (Cadore). Mem. Inst. Geol. d. R. Univ. d. Padova. **2**. S. 113—194. 6 Taf.
- Dickerson, R. E.**, 1915. Fauna of Type Tejon, its Relation to the Cowlitz Phase of the Tejon Group of Washington. Proceed. California Acad. of Sc. 4 Ser. Bd. 5. S. 33—98. Taf. 1—11.
- Dickerson, R. E. and Kew, S. W. S.**, 1917. The Fauna of a Medial Tertiary Formation and the Associated Horizons of Northeastern Mexico. Proceed. California Acad. of Sc. 4 Ser. Bd. 7. S. 125—156. 1 Karte, 11 Taf.
- Frentzen, K.**, 1920. Über einige Versteinerungen aus dem Muschelkalk des Kraichgaues. Jahresber. u. Mitteil. Oberrhein. Geol. Verein. **9**. S. 42 bis 56. 7 Textf.
- Fritzsche, C. H.**, 1921. Neue Kreidefaunen aus Südamerika. Centralbl. f. Mineral. usw. S. 272—277.

- Fuchs, A.**, 1919. Beitrag zur Kenntnis der Devonfauna der Verse- und Hobracker Schichten des sauerländischen Faziesgebietes. *Jahrb. Preuß. Geol. Landesamt.* **39**, 1. 5 Taf.
- Girty, G. H.**, 1915. Fauna of the Wewoka Formation of Oklahoma, U. S. A. *U. S. Geol. Surv. Bull.* Nr. 544. S. 1—270. Taf. 1—35.
- Girty, G. H.**, 1915. Fauna of the Batesville Sandstone of Northern Arkansas. *U. S. Geol. Surv. Bull.* Nr. 593. S. 1—170. 11 Taf.
- Girty, H. G.**, 1915. Faunas of the Boone Limestone at St. Joe, Arkansas. *U. S. Geol. Surv. Bull.* Nr. 598. S. 1—50. 3 Taf.
- Heritsch, F.** Fossilien aus dem Unterkarbon von Nötsch in Kärnten. *Carinthia* II, 108. Jahrg. S. 31—49.
- Hauff, B.**, 1921. Untersuchung der Fossilfundstätten von Holzmaden im Posidonienschiefer des oberen Lias Württembergs. *Palaeontograph.* **64**, S. 1—42. 21 Taf.
- Iekelius, Erich**, 1915. Die mesozoischen Faunen der Berge von Brasso II. Die Neokomfauna von Brasso. *Mitt. Jahrb. Kgl. Ungar. Geol. Reichsanst.* **23**. S. 114—133. 3 Taf.
- Kindle, M. E.**, 1919. The discovery of a Portage Fauna in the Mackenzie River Valley. *Canada Depart. of Mines. Geol. Surv. Mus. Bull.* No. 29. *Geol. Ser. No.* 36. S. 1—8. Taf. 1—2.
- Lotti, B.**, 1916. Il Permiano del Monte Pisano e i suoi tipi mesozoici di fossili. *Boll. Soc. Geol. Ital.* **35**. S. 303—316.
- Leuthardt, F.**, 1917. Zur Palaeontologie des Hauenstein-Basis-Tunnel. *Vhdl. Schweizer Naturforsch. Ges.* S. 199.
- Marshall, P.**, 1917. Geology of the Central Kaipara. *Transact. and Proceed. New Zealand Inst.* **49**. S. 433—450. Taf. 32—33.
- Marshall, P.**, 1917. The Wangaloa Beds. *Transact. and Proceed. New Zealand Inst.* **49**. S. 450—460. Taf. 34—37.
- Marshall, P.**, 1917. Additional Fossils from Target Gully, near Oamaru. *Transact. and Proceed. New Zealand Inst.* **49**. S. 461—462.
- Marshall, P.**, 1917. Fossils and age of the Hampden (Onekakara) Beds. *Transact. and Proceed. New Zealand Inst.* **49**. 463—466.
- Marshall, P. and Murdoch, R.**, 1921. Fossils from the Paparoa Rapids on the Wanganui River. *Transact. and Proceed. New Zealand Inst.* **53**. S. 85—86.
- Mather, K. F.**, 1917. Pottsville Formations and Faunas of Arkansas and Oklahoma. *Amer. Journ. Sci.* **43**. S. 132—139.
- Morgan, J. de**, 1920. Contribution à l'étude de la faune des faluns de la Touraine. *Bull. Soc. Géol. France. Ser. IV, Bd. 19*. S. 305—347. 43 Textf.
- Raymond, P. E.**, 1921. A contribution to the description of the fauna of the Trenton Group. *Canada Depart. of Mines. Geol. Surv. Mus. Bull.* No. 31, *Geol. Ser. No.* 38. S. 1—64. 11 Taf.
- Reek, Hans**, 1921. Über eine neue Faunula im Juragebiet der Deutsch-Ostafrikanischen Mittellandbahn. *Zentralbl. f. Min. Geol. u. Paläont.* S. 431—436. 3 Textf.
- Rosenkrantz, A.**, 1920. En ny kopenhavnsk Lokalitet for forsteningsførende Paleocen. *Meddelelser fra dansk geologisk forening.* **5**. 1—20.

- Rosenkrantz, A.**, 1920. Craniakalk fra Kjøbenhavns Sydhavn. Danmarks geol. Undersøgelse. II Raekke, Nr. 36. S. 1—79. 2 Taf. 10 Textf.
- Ruedemann, R.**, 1921. A Recurrent Pittsford (Salina) Fauna. New York State Mus. Bull. 219—220. Fifteenth Report of the Director 1918. S. 13. 3 Taf.
- Sherlock, R. L.**, 1915. On a marine band in the middle coal-measures, Lancashire. Geol. Mag. Dec. VI, Bd. 2. S. 311—312.
- Somogyi v. Szilagysomlyo, K.**, 1916. Das Neokom des Gerecsegebirges. Mitt. Jahrb. Kgl. Ungar. Geol. Reichsanst. 22. S. 297—370.
- Spiestersbach, J.**, 1919. Neue Versteinerungen aus dem Lenneschiefer. Jahrb. Kgl. Preuß. Geol. Landesanst. f. 1917. 38, I, H. 3. S. 434 bis 512. 16 Taf., 3 Textf.
- Stanton, T. W.**, 1915. Invertebrate Fauna of the Morrison Formation. Bull. Geol. Soc. America. 26. S. 343—348.
- Stanton, T. W. and Vaughan, T. W.**, 1920. The fauna of the Cannonball marine member of the Lance Formation. U. S. Geol. Surv. Prof. Pap. 128 A. S. 1—66. 10 Taf.
- Steuer, A.**, 1921. Estratos Jurásicos Argentinos. Contribucion al conocimiento de la Geologia y Palaeontologia de los Andes Argentinos entre el Rio Grande y el Rio Atuel. (Übersetzt von Bodenbender.) Actas d. l. Acad. Nac. d. Ci. en Cordoba (Argentina). 7. S. 26—128. 24 Taf., 7 Textf., 1 Karte.
- Stolley, E.**, 1916. Neue Beiträge zur Kenntnis der norddeutschen Oberen Kreide. II. Über einige leitende Ammoniten und Inoceramen des Untersenons. III. Die Bedeutung der Actinocamax-Arten als Leitfossilien der oberen Kreide. 9. Jahresber. Niedersächsisch. Geolog. Verein. S. 69—108. 1 Taf.
- Störmer, L.**, 1920. Om nogen fossilturf fra etage 3a u red Vankkero, Kristiania. Norsk geologisk Tidsskrift. 6. S. 1—15. 2 Taf., 3 Textf.
- Sundelin, U.**, 1919. Über die spätquartäre Geschichte der Küstengegenden Ostergötlands und Smålands. Bull. of the Geol. Inst. of the Univ. of Upsala. 16. S. 195—242. 1 Taf. 8 Textf.
- Troedsson, H.**, 1920. Skånes dalmaniteskiffer. en strandbildning. Geologiska föreningens i Stockholm förhandlingar. 42. S. 265—290. 4 Textf.
- Vidal, L. M.**, 1917. Edad geologica des los lignitos de Selva y Benisalem (Mallorca) y descripción de algunas especies fósiles. M. R. S. E. d. H. Nat. 10.
- Vidal, L. M.**, 1921. Segunda Nota palaeontologica Sobre el Cretaceo de Cataluña. Bull. d. l. Inst. Catalana d'Hist. Nat. 1, Ser. 2a. S. 56—63.
- Vilaseca, S.**, 1920. Contribució al Estudi des Terrenys Triasics de la Provincia de Tarragone. Treballs de Mus. de Ciènc. Nat. d. Barcelona. 8. S. 1—66. 3 Taf., 11 Textf., 1 Karte.
- Vredenburg, E.**, 1921. Results of a Revision of some portion of Dr. Noetling's second Monograph of the Tertiary Fauna of Burma. Rec. geol. Surv. of India. 51, 3. S. 224—302.
- Wenz, W.**, 1916. Die Hydrobienschichten von Hochstadt bei Hanau und ihre Fauna. Jahrb. Nassauische Ver. f. Naturk. Wiesbaden. Jahrg. 69.

- Wilckens, O.**, 1920. Über einige von C. Darwin bei Port Famine (Magellanstraße) gesammelte Kreide-Versteinerungen und das Vorkommen derselben Arten in der Antarktis. Göteborgs Kungl. Vetenskaps- och Vittershets-Samhälles Handl. **21**, 2. S. 11—13.
- Williams, M. Y.**, 1915. An Eurypterid Horizon in the Niagara Formation of Ontario. Canada Depart. of Mines. Geol. Surv. Mus. Bull. No. 20. Geol. Ser. No. 29. S. 1—9. 5 Taf.
- Williams, H. S. and Breger, C. L.**, 1916. The fauna of the Chapinna Sandstone of Maine including descriptions of some related species from the Moore River Sandstone. U. S. Geol. Surv. Prof. Pap. 89. 27 Taf., 1 Textf., 1 Karte.
- Williams, M. Y.**, 1919. The Silurian Geology and Faunas of Ontario Peninsula, and Manitoulin and adjacent Islands. Canada Depart. of Mines Geolog. Surv. Mem. 111, No. 91 Geol. Ser. 195 S. 34 Taf.
- Woldrich, J.**, 1917/18. Die Kreidefauna von Neratovic in Böhmen. Paläontolog. Untersuchungen nebst kritischen Bemerkungen zur Stratigraphie der böhmischen Kreideformation. Jahrb. K. K. Geolog. Reichsanst. **67**. S. 267—330. 3 Taf., 3 Textf.
- Zelizko, J. V.**, 1921. Přehled Křídové fauny od Morašie und Litomyšle. Rev. d. st. geol. Anst. d. Tschechoslowak. Rep. **1**. S. 111—115.
- Zschokke, F.**, 1917. Histoire de la Faune Suisse depuis l'époque glaciaire. Le Globe, Bull. Soc. Geogr. de Genève. **56**, Mém. S. 1—31.

### 3. Foraminifera.

- Bagg, R. M.**, 1918. The Foraminifera of the Bonaventura Cherts of Gaspé. Bull. N. York State Mus., Nr. 219—220. S. S. 60. Taf. 6.
- Chapman, F.**, 1922. Sherbornina: A new Genus of the Foraminifera from Table Cape, Tasmania. J. of Linnean Soc. **34**. S. 501—503. 1 Taf.
- Cushman, J. A.** The Foraminifera of the Atlantic Ocean. Part II. Lituolidae. Smith. Inst. U. S. Nat. Mus. **104**. S. 1—111. 18 Taf., 3 Textf.
- Cushman, J. A.**, 1918. The Smaller Foraminifera of the Panama Canal Zone. U. S. Nat. Mus. Smith. Inst. Bull. 103. S. 45—87. Taf. 19—33.
- Cushman, J. A.**, 1918. The Larger Fossil Foraminifera of the Panama Canal Zone. U. S. Nat. Mus. Smith. Inst. Bull. 103. S. 89—102. 2 Taf.
- Cushman, J. A.**, 1920. Lower Miocene Foraminifera collected in the Alum Bluff Formation of Florida. U. S. Geol. Surv. Prof. Pap. 128 B. 8 S. 1 Taf.
- Cushman, J. A.**, 1921. American Species of Operculina and Heterostegina and their faunal relations and a new species of Orthophragmina from Louisiana. U. S. Geol. Surv. Prof. Pap. No. 128 E. S. 125—142. 4 Taf.
- Douvillé, H.**, 1920. Sur l'origine des Orbitoidés. C. R. Acad. Sc. Paris. **170**. S. 976—977.
- Neaverson, E.**, 1921. The Foraminifera of the Hartwell Clay. Geolog. Mag. **58**, No. 688. S. 454—473. 1 Taf.
- Newton, R. Bullen**, 1918. Foraminiferal and nullipore structures in some tertiary limestones from New Guinea. Geol. Mag. Dec. VI. **5**. S. 203 bis 212. 2 Taf.

- Squinabol, S.**, 1914. Contributo alla conoscenza dei Radiolarii fossili del Veneto. Mem. Inst. Geolog. d. R. Univ. d. Padova. **2**. S. 249—281. 2 Taf.
- Squinabol, S.**, 1914. Di un genere di Radiolari caratteristico del Secondario. Mem. Inst. Geolog. d. R. Univ. d. Padova. **2**. S. 282—306. 1 Taf.
- Yabe, H.**, 1921. Notes on some Eocene Foraminifera. Sci. Rep. Tohoku Imp. Univ., Sendai, Japan. 2. Ser. (Geology). **5**, 4. S. 97—108. 5 Taf.

#### 4. Coelenterata.

- Diener, C.**, 1921. Cnidaria triadica, in Fossilium Catalogus, edit. a C. Diener. Berlin. W. Junk. **1**. S. 1—46.
- Felix, J.**, 1920. Jungtertiäre und quartäre Anthozoen von Timor und Obi. II. Teil. Paläontol. von Timor. Unter Mitwirkung von Fachgenossen herausgegeben von Joh. Wanner. Stuttgart. Schweizerbart. Lief. VIII, Teil XIV. S. 1—40. Taf. 10.
- Felix, J.**, 1921. Fossile Anthozoen von Borneo.. Paläontol. von Timor. Unter Mitwirkung von Fachgenossen herausgegeben von Joh. Wanner. Stuttgart. Schweizerbart. Lief. IX, Teil XV. S. 1—64. Taf. 4.
- Gerth, H.**, 1921. Coelenterata-Anthozoa. Sammlungen d. Geolog. Reichsmuseums in Leiden. N. F. **1**, 2. Abt. Heft 3. S. 387—445. Taf. 3.
- Gerth, H.**, 1921. Die Anthozoen der Dyas von Timor. Paläontol. von Timor. Unter Mitwirkung von Fachgenossen herausgegeb. von Joh. Wanner. Stuttgart. Schweizerbart. Lief. IX, Teil XVI. S. 65—147. 6 Taf., 12 Textf.
- Gregory, J. W.**, 1917. Octotremacis, its structure, affinities and age. Geol. Mag. Dec. VI, **4**. S. 9—12.
- Heritsch, F.**, 1921. Zwei neue Tabulaten aus dem alpinen Mesozoikum. Zentralbl. f. Mineral. usw. S. 564—571. 3 Textf.
- Hundt, R.**, 1922. Studien an deutschen Funden der Gattung Monograptus. Zentralbl. f. Mineral. usw. S. 148—158. 9 Textf.
- Johnston, M. S.**, 1915. On Labechia rotunda, a new species of Stromatoporida, from the Wenlock Limestone of Shropshire. Geol. Mag. Dec. VI, **2**. S. 433—434. 1 Taf.
- Keilhack, K.**, 1920. Über das Alter der Thamnastraea concinna Gf. Zentralbl. f. Mineral. usw. S. 445—447.
- Nielsen, K. B.** Moltkia isis Steenstrup og andre Octocorallia fra Danmarks Kridstidsaflejringer. Mindskrift f. J. Steenstrup. **18**. 20 S. 4 Taf., 2 Textf.
- Park, J.**, 1917. On a new Species of Coral from the Lower Oamaruan Tuffs near Deborah, Oamaru. Transact. and Proceed. New Zealand Inst. **49**. S. 396. 1 Taf.
- Powell, S. L.**, 1915. Discovery of the Normanskill Graptolite Fauna in the Athen Shale of Southwestern Virginia. Journ. of Geol. **23**. S. 272 bis 281.
- Vaughan, T. W.**, 1917. The reef-coral fauna of Carrizo Creek, Imperial County, California and its significance. U. S. Geol. Surv. Prof. Pap. Nr. 98T. S. 355—376. 11 Taf., 4 Textf.



- Vollbrecht, E.**, 1921. Über den Bau von *Cosmophyllum* nov. gen. Sitz.-Ber. Ges. z. Förd. d. ges. Naturwissensch. zu Marburg. Nr. 1. S. 17 bis 34. 14 Textf.
- Wedekind, R.**, 1921. Beiträge zur Kenntnis der Mesophyllen. Paläontolog. Zeitschr. 4, 1. S. 48—63. 2 Taf.
- Wedekind, R.**, 1921. Zur Kenntnis der Stryngophyllen des oberen Mitteldevons. Sitz.-Ber. Ges. z. Förd. d. ges. Naturwissensch. zu Marburg. Nr. 1. S. 1—16. 18 Textf.

### 5. Echinodermen.

- Böhm, J.**, 1919. *Echinocorys Franciscæ* nov. sp. und die turone Fauna von Lebbin und Kalkofen auf Wollin. Jahrb. Preuß. Geolog. Landesanst. 39, Teil 2. Heft 1. S. 148—152. 1 Taf.
- Brydone, R. M.**, 1915. The Marsupites Chalk of Brighton. Geol. Mag. Dec. VI, 2. S. 12—15.
- Clarke, W. F. and Wheeler, W. C.**, 1915. The inorganic constituents of Echinoderms. U. S. Prof. Pap. No. 90. S. 191—196.
- Currie, E. D.**, 1921. Fossils from Western Persia. Geol. Mag. 58. S. 529 bis 537. 1 Taf., 5 Textf.
- Fourtau, R.**, 1918. Les échinides des „Bagh Beds“. Rec. geol. Surv. India. 49, Teil 1. S. 34—53. 2 Taf.
- Gregory, J. W.**, 1916. On some cretaceous Echinoidea from the Neighbourhood of Lobito Bay. Transact. R. Soc. Edinburgh. 51, 3. S. 585—588.
- Gregory, J. W. and Currie, E.**, 1920. Echinoidea from western Persia. Geol. Mag. 57. S. 500—503. 1 Taf.
- Hawkins, H. L.**, 1917. Morphological studies on the Echinoidea Holoctypoida and their allies VI. Geol. Mag. Ser. VI, 4. S. 160—168. 1 Taf.
- Hawkins, H. L.**, 1918. Morphological studies on the Echinoidea Holoctypoida and their allies. VIII. On Pygastrides, Lovén, a problematical Holoctypoid. Geol. Mag. Ser. VI, 5. S. 489—500. 1 Taf.
- Hawkins, H. L.**, 1921. Echinoidea Holoctypoida. XI. *Conulopyrina anomala*. Geol. Mag. 58. S. 420—426. 1 Taf.
- Haarmann, E.**, 1920. Die Botryocriniden und Lophocriniden des rheinischen Devons. Jahrb. Preuß. Geol. Landesanst. 42, 1. S. 1—87. 1 Taf. 1 Textf.
- Kew, W. S. W.**, 1920. Cretaceous and Cenozoic Echinoidea of the Pacific Coast of North America. Univ. California Bull. Dep. Geol. 12. S. 23 bis 236. Taf. 3—42, 5 Textf.
- Oppenheim, P.**, 1921. Über *Brissopneustes danicus* Schlüter im Diluvium von Berlin. Zeitschr. Deutsch. Geol. Ges. 73. Monatsber. S. 156—159.
- Springer, F.**, 1920. The Crinoidea Flexibilia. Smithon. Inst. Publ. Nr 2501. 486 S. 76 Taf., 51 Textf.
- Springer, F.**, 1921. The fossil Crinoid Genus *Dolatocrinus* and its Allies. Smith. Inst. U. S. Nat. Mus. Bull. 115. S. 1—78. 16 Taf., 16 Textf.

### 6. Bryozoa.

- Canu, F. and Bassler, R. S.**, 1920. North American Early tertiary bryozoa. Smith. Inst. U. S. Nat. Mus. Bull. 106. S. 879. Taf. 162, Textf. 279.

- Brydone, R. M.**, 1916. Notes on new or imperfectly known chalk polyzoa. Geol. Mag. Dec. VI, **3**. S. 97—100, 241—243, 337—339, 433—435. 1 + 1 + 1 + 1 Taf.
- Brydone, R. M.**, 1917. Notes on new or imperfectly known chalk polyzoa. Geol. Mag. Dec. VI, **4**. S. 49—53, 145—148, 492—496. 1 + 1 + 1 Taf.
- Brydone, R. M.**, 1918. Notes on new or imperfectly known chalk polyzoa. Geol. Mag. Dec. VI, **5**. S. 1—4, 97—100. 1 + 1 Taf.
- Faura, M. et Canu, F.**, 1916. Sur les Bryozoaires des Terrains tertiaires de la Catalogne. **1**. 137 S. 9 Taf., 21 Textf.
- Gastee, C. T. A.**, 1920. An undescribed species of Trochiliopora. Geol. Mag. Dec. VI, **7**. S. 526.
- Lang, W. D.**, 1914. On Herpetopora, a new genus containing three new species of cretaceous cheilostome polyzoa. Geol. Mag. Dec. V, **1**. S. 5 bis 8. Taf. 2.
- Lang, W. D.**, 1914. Some new genera and species of cretaceous cheilostome polyzoa. Geol. Mag. Dec. V, **1**. S. 436—444. 1 Taf.
- Lang, W. D.**, 1917. The genotypes of certain polyzoan genera. Geol. Mag. Dec. VI, **4**. S. 169—174.
- Lang, W. D.**, 1917. On Some new Cenomanian and Turonian cheilostome polyzoa. Geol. Mag. Dec. VI, **4**. S. 256—258. 1 Taf.
- Lang, W. D.**, 1918. The Kelestominae, a subfamily of Cretaceous cribri-morph Polyzoa. Quart. Journ. Geol. Soc. **74**. S. 204—220

## 7. Brachiopoda.

- Brydone, R. M.**, 1920. Lingula in the Chalk. Geol. Mag. **57**. S. 429.
- Buckmann, S. S.**, 1916. Terminology for Foraminal Development in Terebratuloids (Brachiopoda). Transact. and Proceed. New Zealand Inst. **48**. S. 130—132.
- Burling, L.**, 1914. Cambrian and related Ordovician Brachiopoda a study of their inclosing sediments. Bull. Geol. Soc. America. **25**. S. 421 bis 434.
- Cowper Reed, F. R.**, 1921. Notes on the Fauna of the Lower Devonian Beds of Torquay. Part II: Brachiopoda. Geol. Mag. Nr. 685. **58**. S. 313—324.
- Dietrich, W. O.**, 1922. Bemerkung zum Genotyp der Brachiopodengattung Platystrophia. Centralbl. f. Mineral., Geol. u. Paläont. S. 123—124.
- Fabiani, R.**, 1914. I Brachiopodi terziari del Veneto. Mem. Inst. Geolog. d. R. Univers. d. Padova. **2**. S. 1—43. 4 Taf.
- Jackson, J. W.**, 1919. On the occurrence of the Productus humerosus (= sublaevis) in Dove Dale; and its value as a zonal fossil. Geol. Mag. Dec. VI, **6**. S. 507—509.
- Leidhold, Cl.**, 1922. Rynchonella Doederleini Davids, eine kritische Brachiopodenuntersuchung. Neues Jahrb. f. Mineral., Geol. u. Paläont. Bl.-Bd. **45**. S. 423—470.
- Richter, R.**, 1919. Ergänzende Figur zur „Färbung fossiler Brachiopoden“. Senckenbergiana. **1**, Nr. 3. S. 172.

- Rollier, L.**, 1919. Synopsis des Spirobranches (Brachiopodes) Jurassiques Celto-Souabes. 4. Teil. Abhandl. Schweizer paläontol. Ges. **44**. S. 279 bis 422.
- Thomson, J. A.**, 1915. On a new genus and species of the Thecidiinae (Brachiopoda). Geol. Mag. Dec. VI, **2**. S. 461—464. 1 Textf.
- Thomson, J. A.**, 1916. On the classification of the Terebratellidae. Geol. Mag. Dec. VI, **3**. S. 496—505.
- Thomson, J. A.**, 1916. Additions to the Knowledge of the Recent and Tertiary Brachiopoda of New Zealand and Australia. Transact. and Proceed. New Zealand Inst. **48**. S. 41—47. 1 Taf.
- Trechmann, T. C.**, 1921. Brachiopods from the Magnesian Limestone of Durham. Geol. Mag. **58**. S. 538—543. 1 Taf., 2 Textf.
- Watson, D. M. S.**, 1917. Poikilosakos, a remarkable new genus of brachiopods from the upper coal measures of Texas. Geol. Mag. Dec. VI, **4**. S. 212—219. 1 Taf., 1 Textf.

### 8. Mollusca.

- Baker, C. F.**, 1921. New forms of Pleistocene mollusks from Illinois. The Nautilus. **35**. S. 22—24.
- Cossmann, M.**, 1915—1919. Supplément aux Mollusques éocéniques de la Loire-Inférieure. Bull. Soc. Sci. Nat. de l'Ouest de la France. III. Ser., **5**, S. 53—141. 4 Taf.
- Cossmann, M.**, 1918/19. Monographie illustrée des Mollusques oligocéniques des environs de Rennes. Journ. de Conchyliologie. **64**. S. 133—199. 4 Taf.
- Dall, W. H.**, 1916. A Contribution to the Invertebrate Fauna of the Oligocene Beds of Flint River, Georgia. Proceed. U. S. Nat. Mus. **51**. S. 487—524. Taf. 83—88.
- Ewald, R.**, 1920. Die Fauna des Kalksinters von Adelsheim. Jahresber. u. Mitteil. d. Oberrhein. Geol. Ver. **9**. S. 15—17.
- Fischer, K.**, 1918. Mollusken aus den Sables de Cuise der Umgegend von Soissons. Wochenbl. Deutsch. Malakozoolog. Ges. Jahrg. 1918. Heft 2.
- Gardner, J. A. and Aldrich, T. H.** 1919. Mollusca from the Miocene of South Carolina with description of new species. Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia. **71**. S. 17—53. 4 Taf.
- Geyer, D.**, 1920. Die Mollusken des Cannstatter Sauerwasserkalks. Jahresber. u. Mitteil. d. Oberrhein. Geol. Ver. **9**. S. 61—66.
- Gottschick, F.**, 1919—1921. Die Land- und Süßwassermollusken des Tertiärbeckens von Steinheim am Aalbuch. Arch. f. Molluskenkunde. **51**, **52**, **53**. S. 119—127, 33,—47, 49—66, 108—117, 163—177, 163—181. 1 Taf.
- Kennard, A. S. and Woodward, B. B.**, 1922. The Postpliocene Non-Marine Mollusca of the East of England. Proceed. Geol. Assoc. **33**. S. 104 bis 141. Textf. 34—36.
- Klett, B.**, 1919. Aus der Konchylienfauna der diluvialen und alluvialen Schwemmlandbildungen der Umgebung von Mühlhausen i. Th. Nachrichtenbl. Deutsch. Malakozoolog. Ges. Jahrg. 1917, H. 3.

- Klett, B.**, 1919. Die Conchylienfauna diluvialer und alluvialer Ablagerungen in der Umgebung von Mühlhausen i. Th. Teil I, II u. III. Nachrichtenbl. Deutsch. Malakozoolog. Ges. Jahrg. 1919. H. 2—4.
- Marshall, P. and Murdoch, R.**, 1921. Some tertiary Mollusca with Descriptions of new Species. Transact. and Proceed. New Zealand Inst. **53**. S. 77—84. Taf. 14—19.
- Morgan, J. de**, 1920. Contribution à l'étude de la faune des Faluns de la Touraine. Bull. Soc. Géol. d. Fr. IV. Ser., **19**. S. 305—347. 43 Textf.
- Oldroyd, T. S.**, 1921. New Pleistocene Mollusks from California. The Nautilus. **34**. S. 114—116.
- Pax, F.**, 1921. Die Molluskenfauna des Moorlagers am Trebnitzer Hedwigsbad. Arch. f. Molluskenkunde. S. 207—211.
- Pilsbry, H. A. and Brown, A. P.**, 1917. Oligocene fossils from the neighborhood of Cartagena, Columbia with notes on some Haitian species. Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia. **69**. S. 32—42. 2 Tafeln.
- Pilsbry, H. A. and Johnson, C. W.**, 1917. New Mollusca of the Santo Domingo Oligocene. Proceed. Acad. Nat. Sci. Philadelphia. **69**. S. 150 bis 202.
- Vidal, L. M.**, 1920. Nota sobre tres especies nuevas y dos poco conocidas del eocénico del Pireneo Catalan. Bull. Inst. Catalana d'Hist. Nat. S. 3. 1 Taf.
- Wenz, W.**, 1917. Die Molluskenfauna der Schleichsande und Cyrenenmergel in der Baugrube des Frankfurter Osthafens. Nachrichtenbl. Deutsch. Malakozoolog. Ges. Jahrg. 49, H. 4.
- Wenz, W.**, 1921. Über die zoogeographischen Beziehungen der Land- und Süßwassermollusken des europäischen Tertiärs. Zentralbl. f. Mineral. usw. S. 687—694, 713—721.
- Wrigley, A.**, 1921. Note on some of F. E. Edward's specific names of Eocene Mollusca. Proceed. Malacological Soc. London. **14**. S. 139—140.

#### a) Lamellibranchiata.

- Bárdarson, G. G.**, 1921. Fossile Skalflejringar vid Breidifjörðar i Vest-Island. Geol. Fören. i Stockholm Förhandl. **43**. S. 323—380. 5 Textf.
- Bender, G.**, 1921. Die Homomyen und Pleuromyen des Muschelkalks der Heidelberger Gegend. Zeitschr. Deutsch. Geolog. Ges. Abhandl. **73**. S. 24—112. 4 Taf.
- Böhm, J.**, 1920. Über *Inoceramus cardissoides* auct. Jahrb. Preuß. Geol. Landesanst. **40**, Teil 2, Heft 1. S. 65—70.
- Böhm, J.**, 1920. Zur systematischen Stellung der Gattung *Neithea* Drouet. Jahrb. Preuß. Geol. Landesanst. **40**, Teil 2, Heft 1. S. 129—147. 2 Textf.
- Böhm, J.**, 1920. Über *Pecten septemplicatus* auct. Jahrb. Preuß. Geol. Landesanst. **40**, Teil 2, Heft 1. S. 156—160. 1 Taf.
- Checchia-Rispoli, G.**, 1920/21. Di una nuova forma di Pettinide del Miocene medio. Boll. soc. geol. italiana. **39**. S. 167—170. Taf. 6.
- Cockerell, T. D. A.**, 1915. New Species of *Unio* from the Tertiary Rocks of Wyoming. Bull. Americ. Mus. Nat. Hist. **34**. S. 121—126. 10 Textf.

- Dollfuß, G. J. et Dautzenberg, Ph.**, 1920. Conchyliologie du Miocène moyen du Bassin de la Loire. Mém. Soc. Géol. de Fr. Paléontologie. **22**. Fasc. 2—4. S. 378—500 (Suite et fin). Taf. 34—51.
- Gillet, S.**, 1920. Sur la faune des Lamellibranches des gisements Néocomiens pyriteux. Bull. Soc. Geol. d. Fr. **19**, IV. Ser. S. 285—288.
- Haas, F.**, 1920. Unioniden aus der Tegelenstufe des Brachter Waldes. Jahrb. Preuß. Geol. Landesanst. **40**. Teil 2, Heft 1. S. 148—155. 1 Taf.
- Klinghardt, F.**, 1921. Die Rudisten. Teil 1. Neue Rudistenfauna aus dem Maastrichtien von Maniago (Friaul) nebst stratigraphischem Anhang. Arch. f. Biontologie. **5**. Heft 1, Teil 1. S. 1—68. 13 Textf.
- Mc Learn, E. M.**, 1919. New Species of Pelecypods from the Cretaceous of Northern Alberta. Canada Depart. of Mines. Mus. Bull. No. 29. Geol. Ser. Nr. 36. S. 9—12. Taf. 3—5.
- Parona, C. F.**, 1916/17. Notevole deformità nell' apparato cardinale di un Ippurites. Atti della R. Accad. d. Sc. di Torino. **52**. S. 582—588. 1 Taf.
- Seitz, O.**, 1921. Die stratigraphisch wichtigen Inoceramen des norddeutschen Turons. (Vortrag.) Zeitschr. Deutsch. Geol. Ges. **73**. S. 99—107.
- Spriestersbach, J.**, 1918. Die Stellung von Montanaria Spriestersbach und Crassatellopsis Beushausen. Jahrb. Kgl. Preuß. Geol. Landesanst. **39**. Teil 1, Heft 1. S. 32—40. 1 Taf.
- Stanton, W. T.**, 1921. A New Cretaceous Rudistid from the San Felipe Formation of Mexico. Proceed. U. S. Nat. Mus. **59**. S. 453—454. Taf. 96 u. 97.
- Trechmann, C. T. and Woolacott, D.**, 1920. On the highest coal-measures or „Zone“ of Anthracomya Phillipsi in the Durham coalfield. Geol. Mag. Dec. VI. **6**. S. 203—211. 1 Taf., 3 Textf.
- Williams, H. S.**, 1917. Nuculites from the Silurian Formations of Washington County, Maine. Proceed. U. S. Nat. Mus. **54**. S. 27—58. 2 Taf.

#### b) Gastropoda.

- Boettger, C. R. und Wenz, W.**, 1921. Zur Systematik der zu den Heliciden-subfamilien Campylaeinae und Helicinae gehörigen tertiären Landschnecken. Arch. f. Molluskenkd. **53**. S. 6—55.
- Cockerell, T. D. A.**, 1915. Gastropod Mollusca from the Tertiary Strata of the West. Bull. Americ. Mus. Nat. Hist. **34**. S. 115—120. 5 Textf.
- Cooke, C. W.**, 1921. Orthaulax, a tertiary Guide fossil. U. S. Geol. Surv. Prof. Pap. **129B**. 10 S. 4 Taf.
- Germain, L.**, 1921. Paléont. d. Madagascar. — IX. Mollusques quaternaires Terrestres et Fluviales. Ann. d. Paléont. **10**, 1—2. S. 1—36. 5 Taf.
- Geyer, D.**, 1919. Die Planorbis-Untergattung Gyraulus Agassiz. Jahrb. Preuß. Geol. Landesanst. **39**, Teil 2. S. 103—147. 1 Taf., 7 Textf.
- Gottschiek, F.**, 1919. Die Land- und Süßwassermollusken des Tertiärbeckens von Steinheim am Aalbuch. I. Die Vertiginiden. Nachrichtenbl. Deutsch. Malakozoolog. Ges. Jahrg. 51.
- Gottschiek, F. u. Wenz, W.**, 1921. Über Pupa aperta Sandberger. Arch. f. Molluskenkunde. **53**. S. 212—223.

- Kennard, A. S. and Woodward, B. B.**, 1914. On *Helix* (*Macularia*) *ogdeni* nov. spec. from the Pliocene (Red Crag) of Ramsholt, Suffolk. *Proc. Malac. Soc. London.* **11.** S. 155.
- Marshall, P.**, 1916. Some New Fossil Gastropods. *Transact. and Proceed. New Zealand Inst.* **48.** S. 120—121. Taf. 11.
- McDonald, A. I. and Trueman, A. E.**, 1921. The Evolution of Certain Liassic Gastropods with special reference to their use in Stratigraphy. *Quart. Journ. Geol. Soc. London.* **77.** S. 297—342. 1 Taf., 23 Textf.
- Powers, S.**, 1922. Gastropod Trails in Pennsylvanian Sandstones in Texas. *Americ. Journ. of Sci. Ser. V,* **3.** S. 101—107. 3 Textf.
- Rauther, M.**, 1921. Die Steinheimer Planorben und die Deszendenztheorie. *Jahresber. d. Ver. f. vaterländ. Naturk. in Württemberg.* **77.** S. 24—25.
- Rollier, L.**, 1919. Fossiles nouveaux et peu connus des terrains secondaires (Mésozoïque) du Jura et des contrées environnantes. 8 fasc. Tome II, 2. part. *Abhandl. Schweiz. paläont. Gesellsch.* **44.** 1919. S. 75—101. 4 Taf.
- Smith, B.**, 1914. Morphologic sequences in the canaliculate *Fulgurs*. *Proceed. Acad. Nat. Sci. Philadelphia.* **66.** S. 567—578. 1 Taf.
- Wagner, A. J.**, 1921. Über die zeitliche Entwicklung der Clausiliiden und deren Beziehungen zu den andern Gruppen der Stylommatophoren. *Arch. f. Molluskenkunde.* **53.** S. 98—103.
- Wenz, W.**, 1916. Zur Kenntnis der Gattung *Strobulops* Pils. *Nachrichtenbl. Deutsch. Malakozoolog. Ges. Jahrg. 1916.* Heft 4.
- Wenz, W.**, 1918. *Cypraea moneta* L. in jungdiluvialen Ablagerungen bei Frankfurt a. Main. *Nachrichtenbl. Deutsch. Malakozoolog. Ges.* Heft 3.
- Wenz, W.**, 1919. Zur Nomenklatur tertiärer Land- und Süßwassergastropoden I und zur Systematik tertiärer Land- und Süßwassergastropoden. *Nachrichtenbl. Deutsch. Malakozoolog. Ges.* Heft 2.
- Wenz, W.**, 1919. Über die systematische Stellung von *Dentellocaraculus* und *Prothelidomus*. *Senckenbergiana.* **1,** Heft 1.
- Wenz, W.**, 1919. Zur Systematik tertiärer Land- und Süßwassergastropoden II. *Senckenbergiana.* **1,** Heft 3.
- Wenz, W.**, 1919. Neue Zonitiden aus dem Landschneckenkalk von Hochheim. *Senckenbergiana.* **1.** H. 6.
- Wenz, W.**, 1919. Zur Nomenklatur tertiärer Land- und Süßwassergastropoden II. *Senckenbergiana.* **1,** Nr. 6.
- Wenz, W.**, 1919. Zur Nomenklatur tertiärer Land- und Süßwassergastropoden II. *Senckenbergiana.* **1,** Nr. 3.
- Wenz, W.**, 1920. Zur Systematik tertiärer Land- und Süßwassergastropoden III. *Senckenbergiana.* **2,** Heft 1.
- Wenz, W.**, 1920. *Helicites sylvestrinus* Schlotheim. *Senckenbergiana.* **2,** Heft 1.
- Wenz, W.**, 1920. Landschnecken aus den marinen Sanden der tortonischen Stufe des Wiener Beckens von Vöslau und Soos. *Senckenbergiana.* **2,** 2. S. 110—113. 2 Textf.

## c) Cephalopoda.

- Böhm, J.**, 1918. Literarische Bemerkungen zur Gattung *Bellerophina* D'Orb. Zeitschr. Deutsch. Geol. Ges., Monatsber. **70**. S. 170—173.
- Claus, H.**, 1921. Über *Ptychites* und *Arniotites* aus dem Schaumkalk der Umgegend von Jena. Centralbl. f. Mineral. S. 120—126. 11 Textf.
- Crick, G. C.**, 1920. On *Nautilus Pseudotruncatus* nov. spec. from the Liassic Rocks of England. Proc. Cotteswold Naturalist Field Club. **20**, Teil 3. S. 245—247.
- Crick, G. C.**, 1920. On some Dibranchiate Cephalopoda from the Upper Lias of Gloucestershire. Proceed. Cotteswold Naturalist Field Club. **20**, Teil 3. S. 249—256.
- Diener, C.**, 1919. Nachträge zur Kenntnis der Nautiloidenfauna der Hallstätter Kalke. Denksch. Akad. Wissensch. Wien. **96**. S. 251—278. 3 Taf., 19 Textf.
- Diener, C.**, 1919. Neue Ammonoidea Leiostraca aus den Hallstätter Kalken des Salzkammergutes. Denksch. Akad. Wissensch. Wien. Math.-Nat. Kl. **97**. S. 1—49. 4 Taf., 19 Textf.
- Diener, C.**, 1920. Neue Tropitoidea aus den Hallstätter Kalken des Salzkammergutes. Denksch. Akad. Wissensch. Wien. Math.-Nat. Kl. **97**. S. 1—53. 9 Taf., 20 Textf.
- Diener, C.**, 1920. Neue Ceratitoidea aus den Hallstätter Kalken des Salzkammergutes. Sitzungsber. Akad. Wissensch. Wien, Abteil. I. **129**. S. 513—536. 1 Taf.
- Diener, C.**, 1920. Die Ceratitoidea der karnisch-norischen Mischfauna des Feuerkogels bei Aussee. Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien. Math.-Nat. Kl. Abteil. I. **129**. S. 589—618. 3 Taf., 3 Textf.
- Diener, C.**, 1921. Ammonoidea permiana, in Fossilium Catalogus, edit. a. C. Diener. Berlin. W. Junk. **1**. S. 1—36.
- Franke, F.**, 1920. Die Entfaltung der Hoplitin in der unteren Kreide Norddeutschlands. Jahrb. Preuß. Geol. Landesanst. **39**, Teil 1. S. 461 bis 503. Textf. 10.
- Hind, W.**, 1918. On the distribution of the British Carboniferous *Goniatites*, with a description of one New Genus and some New Species. Geol. Mag. Dec. VI, **5**. S. 434—450. 1 Taf.
- Hoepen, E. C. N.**, 1920. Description of some cretaceous Ammonites from Pondoland. Ann. Transvaal Mus. **7**, 2. S. 142—147. 3 Taf.
- Hoepen, E. C. N.**, 1921. Cretaceous Cephalopoda from Pondoland. Ann. Transvaal Mus. **8**, 1. S. 1—48. 11 Taf., 22 Textf.
- Kruizinga, P.**, 1921. De Belemniten uit de Jurasische Afzettingen van de Soela-Eilanden. 's Gravenhage, Algemeene Landsdrukkerij. Sep. S. 1 bis 31. 6 Taf.
- Lang, W. D.**, 1919. The Evolution of Ammonites. Proceed. Geol. Assoc. **30**, Teil 2. S. 42—65.
- Naef, A.**, 1921. Über Bau und Lebensweise der tetrabranchiaten Cephalopoden. Vierteljahrsschr. Schweiz. Naturforsch. Ges. 26. Jahrg. S. 335 bis 338.
- O'Connell, M.**, 1919. Orthogenetic Development of the Costae in the Perisphinctinae. Americ. Journ. of Sci. **48**. S. 450—460. Textf. 2.

- O'Connell, M.**, 1920. The Jurassic Ammonite Fauna of Cuba. Bull. Americ. Mus. Nat. Hist. **47**, Art. 16. S. 643—692. Taf. 34—38.
- O'Connell**, 1921. New Species of Ammonite Opercula from the Mesozoic Rocks of Cuba. Americ. Mus. Novitates. Nr. 28. S. 1—15. 18 Textf.
- Roig, M. S.**, 1920. La Fauna Jurasica de Viñales. Republica de Cuba, Secretaria de Agricultura, Comercio y Trabajo, Boletín Especial. 61 S. 23 Taf.
- Richardson, L.**, 1921. Ammonites from the Upper Lias, Bloxham, Oxon. Geol. Mag. No. 687. **58**. S. 426—428.
- Ronchadze, J.**, 1917. Perisphinctes de l'Argovien de Chézery et de la Faucille. Mém. Soc. Palaeont. Suisse. **42**. 70 S. 6 Taf.
- Ruedemann, R.**, 1920. Observations on the mode of Life of Primitive Cephalopods. Bull. Geol. Soc. America. **32**. S. 315—320. 9 Textf.
- Schlagintweit, O.**, 1921. Die Ceratiten des mittleren Hauptmuschelkalks Würzburgs. Centralbl. f. Mineral. Geol. u. Paläontol. S. 621—630.
- Schmidt, Herm.**, 1921. Über Goniatiten — eine Revision ihrer Systematik mit Beifügung neuer Beobachtungen. Zentralbl. f. Min., Geol. und Paläont. S. 538—544. 1 Textf.
- Schneid, T.**, 1915. Die Ammonitenfauna der obertithonischen Kalke von Neuburg a. d. Donau. Geolog. u. paläontol. Abhandl. N. F. **13**, H. 5. S. 1—114. 13 Taf.
- Spath, L. F.**, 1921. On Ammonites from Spitzbergen. Geol. Mag. Nr. 685 u. 686. **58**. S. 297—305, 347—356.
- Spath, L. F.**, 1921. On Cretaceous Cephalopoda from Zululand. Ann. South. Afric. Mus. **12**, 7. S. 317—321. 8 Taf., 4 Textf., 1 Karte.
- Trueman, A. E.**, 1917. Observations on the genus Polymorphites. Geol. Mag. Dec. VI, **4**. S. 442—447. 13 Textf.
- Trueman, A. E.**, 1918. On the Evolution of the Liparoceratidae. Quart. Journ. Geol. Soc. London. **74**. S. 247—298. 5 Taf.
- Wepfer, E.**, 1920. Streifenbüschel bei Ammoniten. Ein Beitrag zur Organisation des Ammonitentieres. Zeitschr. Dtsch. geol. Ges. B. Monatsber. **72**. S. 339—349. 1 Textf.
- Wiman, C.**, 1919. Remarques sur le crétacé à Belemnitella mucronata dans la Scanie. Bull. of the Geol. Inst. of the Univ. of Upsala. **16**. S. 305 bis 316. Textf. 3.
- Wingrave, W.**, 1916. A new variety of the Ammonite Coeloceras Davoei from the Lower Lias, Dorset. Geol. Mag. Dec. VI, **3**. S. 196—198.
- Yabe, H. and Shimizu, S.**, 1921. Notes on some Cretaceous Ammonites from Japan and California. Sc. Rep. Tohoku Imp. Univ., Sendai, Japan. 2. Ser., **5**, Nr. 3. S. 53—59. 2 Taf., 5 Textf.

## 9. Arthropoda und Vermes.

- Bagnall, R. S.**, 1914. On Stenurothrips succineus gen. et spec. nov., an interesting tertiary Thysanopteron. Geol. Mag. Dec. VI, **1**. S. 483 bis 485. 1 Taf.
- Barton, D. C.**, 1915. A revision of the Cheirurinae with notes on their evolution. Washington, Univ. Studies. **3**, Pt. 1. S. 101—152. 25 Textf.



- Bryant, W. L.**, 1921. The Genesee Conodonts. Bull. Buffalo Soc. Nat. Sc. **13**. S. 1—27. 16 Taf., 7 Textf.
- Calman, W. T.**, 1914. On *Arthropleura Moyseyi* n. sp. from the coal-measures of Derbyshire. Geol. Mag. Ser. VI, **1**. S. 541—544. 1 Taf.
- Chilton, C.**, 1918. A fossil Isopod belonging to the freshwater genus *Phreatoicus*. Proc. R. Soc. N. S. Wales. **51**. S. 365—388. 13 Textf.
- Cockerell, T. D. A.**, 1914. Miocene fossil insects. Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia. **66**. S. 634—648.
- Cockerell, T. D. A.**, 1915. British Fossil Insects. Proceed. U. S. Nat. Mus. **49**. S. 469—499. Taf. 60—65.
- Cockerell, T. D. A.**, 1916. Some American Fossil Insects. Proc. U. S. Nat. Mus. **51**. S. 89—106. Taf. 2, Textf. 1—9.
- Cockerell, T. D. A.**, 1918. New Species of North American Fossil Beetles, Cockroaches and Tsetse Flies. Proceed. U. S. Nat. Mus. **54**. S. 301 bis 311. Taf. 54—55, Textf. 5.
- Cockerell, T. D. A.**, 1921. Some Eocene Insects from Colorado and Wyoming. Proceed. U. S. Nat. Mus. **59**. S. 23—39. Taf. 1, Textf. 9.
- Cockerell, T. D. A.**, 1921. The earliest bees, wasps, and ants. Science. N. S. **54**. S. 154—155.
- Cockerell, T. D. A. and Sandhouse, G.**, 1921. Some Eocene Insects of the Family Fulgoridae. Proceed. U. S. Nat. Mus. **59**. S. 455—457. Taf. 98.
- Deecke, W.** Die paläontologische Seite der Insektenmimikry. Ber. Naturforsch. Ges. zu Freiburg i. Br. **23**. S. 1—7.
- Förste, A. F.**, 1920. The generic relations of the american Ordovician Lichadidae. Americ. Journ. Science. **49**. S. 26—50. 4 Taf.
- Haack, W.**, 1919. Über einen Isopoden aus dem Serpulit des Osnings (*Archaeoniscus Brodiei* Milne-Edw.) Jahrb. Preuß. Geol. Landesanst. **39**, Teil 2. S. 73—102. 1 Taf., 1 Textf.
- Handlirsch, A.**, 1919. Revision der paläozoischen Insekten. Denkschr. Akad. Wissensch. Wien. **96**. S. 511—592. 91 Textf.
- Horwood, A. R.**, 1916. The Upper Trias of Leicestershire. Geol. Mag. Dec. VI, **3**. S. 360—371, 411—420, 456—462.
- Leighton, M. M.**, 1914. Trilobites from the Maquoketa beds of Fayette Cty. Iowa Geol. Surv. Ann. Rep.
- Meunier, F.**, 1921. Die Insektenreste aus dem Lutétien von Messel bei Darmstadt. Abhdl. Hessische Geol. Landesanst. **7**, 3. S. 1—15. 4 Taf.
- Meunier, F.**, 1921. Nouvelles recherches sur les Insectes du Terrain Houillier de Commeny. III. Teil. Orthoptères Blattidae. Ann. d. Paléont. **10**, 1—2.
- Pilsbry, H. A.**, 1918. Cirripedia from the Panama Canal Zone. U. S. Nat. Mus. Smith. Inst. Bull. **103**. S. 185—188. 1 Taf.
- Rathbun, J. B.**, 1918. Decapod Crustaceans from the Panama Region. U. S. Nat. Mus. Smith. Inst. Bull. Nr. **103**. S. 123—184. 2 Taf.
- Raymond, P. E.**, 1916. A new *Ceraurus* from the Chazy. New York St. Mus. Bull. **189**. S. 121—126. 1 Taf.
- Raymond, P. E.**, 1917. Beecher's Classification of trilobites after twenty years. Americ. Journ. Sci. **43**. S. 196—216.

- Reed, F. R. Cowper**, 1918. Notes on the genus *Homalonotus*. *Geol. Mag.* Dec. VI, 5. S. 263—276, 314—328.
- Richardson, L.**, 1920. Remains of Macrourous and Brachyurous Crustacea in the Inferior Oolite of the Stonesfield (Oxon)-Burton-Bradstock (Dorset) district. *Proceed. Cotteswold Naturalists Field Club.* 20, Teil 3. S. 243—244.
- Richter, R.**, 1914. Von unseren Trilobiten. 45. Ber. Senkenberg. Naturforsch. Ges. Sonderheft. S. 49—62. 17 Textf.
- Richter, R. u. E.**, 1919. Von unseren Trilobiten. 47. Ber. Senkenberg. Naturforsch. Ges. S. 123—131. 3 Taf.
- Richter, R. u. E.**, 1919. Über *Phacops laevis* Munst. und andere Phacopiden des vogtländischen Oberdevons. *Senkenbergiana.* 1. S. 131—140. 2 Textf.
- Richter, R. u. E.**, 1920. Proëtiden aus neueren Aufsammlungen im vogtländischen und sudetischen Oberdevon. *Senkenbergiana.* 1. S. 97—130. 14 Textf.
- Ruedemann, R.**, 1916. The presence of the median eye in trilobites. *Paleont. Contrib. N. Y. St. Mus. Bull. No. 189.* S. 127—143. Taf. 34—36.
- Ruedemann, R.**, 1916. The cephalic suture lines of *Cryptoithus* (*Trinucleus* auct.). *Paleont. Contrib. N. Y. St. Mus. Bull. 189.* S. 144—148. Taf. 35.
- Smetana, Vojtěch**, 1921. O nejstarších paradoxidech skrejšovskotějřovického kambria. *Předběžné zpráva. Rev. d. st. geol. Anst. d. Tschecoslow. Republik.* 1. Jahrg. 1919/20. S. 215—219.
- Swinnerton, H. H.**, 1915. Suggestion for a revised classification of Trilobites. *Geol. Mag.* Dec. VI, 2. S. 487—496, 538—545.
- Wade, Bruce**, 1921. The fossil Annelid Genus *Hamulus* Morton, an operculate Serpula. *Proceed. U. S. Nat. Mus.* 59. S. 41—46. Taf. 9—10.
- Wickham, H. F.**, 1917. New Species of Fossil Beetles from Florissant, Colorado. *Proceed. U. S. Nat. Mus.* 52. S. 463—472. Taf. 37—39.

## 10. Vertebrata.

- Abel, O.**, 1919. Die Stämme der Wirbeltiere. Ver. wissenschaft. Verlag. W. de Gruyter u. Co. Berlin-Leipzig 1919. 1. XVIII + 914 S. 669 Textf.
- Adams, L. A.**, 1919. A memoir on the phylogenie of the jaw muscles in recent and fossil vertebrates. *Ann. New York Acad. Sci.* 38. S. 51 bis 166. 13 Taf.
- Barrel, J.**, 1916. Influence of Silurian-Devonian Climates on the Rise of Air-breathing Vertebrates. *Bull. Geol. Soc. Americ.* 27. S. 387—436.
- Bate, D. M. A.**, 1920. Note on a new Vole and other remains from the Ghar Dalam Cavern Malta. *Geol. Mag.* 57. S. 208—211. 1 Textf.
- Gregory, W. K.**, 1917. Second Report of the Committee on the Nomenclature of the Cranial Elements in the permian Tetrapoda. With Appendix by R. Broom, Dr. M. S. Watson and S. W. Williston. *Bull. Geol. Soc. America.* 28. S. 973—986.
- Hay, O. P.**, 1919. Description of Some Mammalian and Fish Remains from Florida of Probably Pleistocene Age. *Proceed. U. S. Nat. Mus.* 56. S. 103—112. Taf. 26—28.

- Lull, R. S.**, 1915. The mammals and horned Dinosaurs of the Lance Formation of Niobara County Wyoming. *Americ. Journ. Sci.* **40**. S. 319 bis 348. 5 Textf.
- Matthew, W. D.**, 1914. Evidence of the Paleocene Vertebrate Fauna on the Cretaceous-Tertiary Problem. *Bull. Geol. Soc. Americ.* **25**. S. 381—402.
- Matthew, W. D.**, 1916. Methods of Correlation by fossil Vertebrates. *Bull. Geol. Soc. America.* **27**. S. 515—524.
- Matthew, W. D.**, 1921. Fossil vertebrates and the Cretaceous-Tertiary problem. *Americ. Journ. Sci.* 5 Ser. **2**. S. 209—227.
- Merriam, J. C. and Stock, C.**, 1921. Occurrence of Pleistocene vertebrates in an asphalt deposit near McKittrick, California. *Science. N. S.* **54**. S. 566—567.
- Twelfthofel, W.**, 1914. A new locality and horizon for pennsylvanian (upper carboniferous) vertebrates. *Science.* **40**. S. 26—27.
- Raw, F.**, 1921. A Mammoth molar from Stroud. *Geol. Mag.* **58**. S. 502 bis 505. 1 Taf.
- Richarz, S.**, 1921. Neue Wirbeltierfunde in den Tonen von Tegelen bei Venlo. *Zentralbl. f. Mineral.* S. 664—669.
- Stromer, E.**, 1914. Funde fossiler Wirbeltiere in den Deutschen Schutzgebieten in Afrika. *Naturw. Wochenschr.* **3**. 8 S. 2 Textf.
- Williston, S. W.**, 1917. The Evolution of the Vertebrae, and the Osteology of some American Permian Vertebrates. III. *Contrib. from Walker Mus.* **2**, No. 4. S. 75—112.

## 11. Pisces.

- Cockerell, T. D. A.**, 1919. Some American Cretaceous Fish Scales with notes on the classification and distribution of cretaceous fishes. *U. S. Geol. Surv. Prof. Pap* 120. S. 165—188. Taf. 31—37.
- Cockerell, T. D. A.**, 1921. Some fossil Fish Scales from Peru. *Proceed. U. S. Nat. Mus.* **59**. S. 19—20. 7 Textf.
- Dal Piaz, G.**, 1915 u. 1916. Gli Odontoceti del Miocene Bellunese. Teil 1—4. *Mem. Inst. Geol. d. R. Univ. di Padova.* **4** u. **5**. VII + 94 + 23. Taf. 10 + 2.
- Eastman, Ch. R.**, 1917. Dentition of Hydrocyon and its supposed fossil allies. *Bull. Americ. Mus. Nat. Hist.* **37**. S. 797—760. 4 Taf. 3 Textf.
- Goodrich, E. S.**, 1919. Restoration of the head of Osteolepis. *Linn. Soc. Journ. Zool.* **34**. S. 181—188.
- Ishiwara, J.**, 1921. On some Fossil Skark-Teeth from the Neogen of Japan. *Sc. Rep. Tohoku Imp. Univ. Sendai, Japan.* II Ser. **5**. No. 3. S. 61 bis 74. 3 Taf.
- Jordan, D. S.**, 1919. New genera of fossil fishes from Brazil. *Proc. Acad. Nat. Sci. Philad.* **71**. S. 208—211.
- Molengraaff, C. A. F.**, 1920. On Manganese Nodules in Mesozoic Deep-sea deposits of Dutch Timor, with a preliminary communication on Fossils of Cretaceous Age in those Deposits by L. F. de Beaufort. *Proceed. Royal Acad. Amsterdam.* **23**. S. 1009—1010.

- Petronievics, B.**, 1918. Note on the pectoral fin of Eusthenopteron. *Ann. Mag. Nat. Hist. Ser. IX.* 2. S. 471—476.
- Peyer, B.**, 1917. Über Ceratodusfunde aus dem Kanton Schaffhausen. *Verh. Schweizer Naturforsch. Ges.* S. 266.
- Principi, P.**, 1920. Ittiofauna fossile dell' Italia centrale. *Boll. Soc. Geol. Ital.* 39. S. 85—110. 1 Taf.
- Schmidt, M.**, 1921. Hybodus Hauffianus und die Belemnitenschlachtfelder. *Jahresh. Ver. f. vaterländ. Naturk. Württemberg.* 77. S. 103—107.
- Stefano, G. de**, 1915. Sopra alcuni ittiodontoliti dei fosfati di Kalaa-Dijerda in Tunesia. *Boll. Soc. Geol. Ital.* 34. S. 263—272.
- Stefano, G. de**, 1916. Il valore sistematico e filogenetico del sistema dentario nella determinazione degli Elasmobranchi fossili. *Boll. Soc. Geol. Ital.* 35. S. 1—23.
- Stefano, G. de**, 1918. Alcuni nuovi pesci fossili del Tertiario italiano. *Boll. Soc. Geol. Ital.* 36. S. 189—204. 1 Taf.
- Stromer, E.**, 1919/20. Der Bau, die Funktion und die Entstehung der Sägen der Sägehaie. *Fortschritt. d. naturwissensch. Forschung.* S. 113—124.
- Watson, D. M. S. and Day, H.**, 1916. Notes on some palaeozoic fishes. *Mem. and Proc. Manchester Lit. and Phil. Soc.* 60. 2. S. 1—52.
- Woodward, A. S.**, 1921. Fish-Remains from the Upper Old Red Sandstone of Granite Harbour, Antarctica. *Brit. Mus. (Nat. Hist.) British Antarctic („Terra Nova“) Exped. 1910. Nat. Hist. Rep. Geology.* 1, No. 2. S. 61—62. 1 Taf.

## 12. Amphibia et Reptilia.

- Andrews, C. W.**, 1920. Note on two species of fossil Tortoises. *Ann. and Mag. Nat. Hist. Ser. V.* 9. S. 145—150.
- Arthaber, G. v.**, 1919. Über Flugsaurier. *Mitt. Geol. Gesellsch. Wien.* 12. S. 166—169.
- Arthaber, G. v.**, 1921. Über Entwicklung, Ausbildung und Absterben der Flugsaurier. *Paläont. Zeitschr.* 4. Heft 1. S. 1—47. 18 Textf.
- Ballerstedt, M.**, 1921. Über das Plastron der Schildkröten des Keupers und die Gestalt der Panzerschale von Proganochelys Quenstedtii Baur nach dem Tübinger Fossil. *Paläont. Zeitschr.* 4. 1. S. 64—74. 3 Textf.
- Ballerstedt, M.**, 1921. Zwei große, zweizehige Fährten hochbeiniger Bipeden aus dem Wealdensandstein bei Bückeburg. *Zeitschr. Deutsch. Geol. Ges. Monatsber.* 73. S. 76—92. 10 Textf.
- Boulenger, G. A.**, 1920. Sur le Gavial fossile de l'Omo. *C. R. Acad. Sci. Paris.* 171. S. 913—914. 1 Textf.
- Broili, F.**, 1921. Ein Fund von cf. Placicerias Lucas in der kontinentalen Trias von Europa. *Centralbl. f. Mineral. usw.* S. 339—343. 2 Textf.
- Broom, R.**, 1914. A new Thecodont reptile. *Proceed. Zoolog. Soc. London.* 4. S. 1072—1077. 3 Textf.
- Broom, R.**, 1915. On some new carnivorous Therapsids in the Collection of the British Museum. *Proceed. Zoolog. Soc. London.* 5. S. 163—173. 8 Textf.

- Broom, R.**, 1921. On some new Genera and Species of Anomodont Reptiles from the Karoo Beds of South Africa. *Proceed. Zoolog. Soc. London. Jahrg. 1921. Part. IV.* S. 647—674. Textf. 28—45.
- Broom, R.**, 1914. Further observations on the South African fossil reptiles. *Americ. Mus. Jour.* **14.** S. 139—143. 7 Textf.
- Broom, R.**, 1915. Catalogue of types and figured specimens of fossil Vertebrates in the Americ. Mus. Nat. Hist. III. Permian, Triassic and Jurassic Reptiles of South Africa. *Bull. Americ. Mus. Nat. Hist.* **25,** 2.
- Broom, R.**, 1918. Observations on the *Lysorophus* Cope. With note of Professor W. J. Sollas. *Ann. and Mag. Nat. Hist.* S. 232—240. 5 Textf.
- Broom, R.**, 1919. The genus *Gomphognathus* and its allies. *Rec. Albany Mus.* **3.** 10 S. 1 Taf. 2 Textf.
- Broom, R.**, 1919. Description of a new species of *Dicynodon*. *Rec. Albany Mus.* **3.** 8 S. 1 Taf. 1 Textf.
- Broom, R. and Houghton, S. H.**, 1917. Some new species of Anomodontia. *Ann. South Afric. Mus.* **12,** 5. S. 119—125. 6 Textf.
- Brown, B.**, 1917. A complete skeleton of a horned Dinosaur *Monoclonius* and description of a second skeleton showing skinimpressions. *Bull. Americ. Mus. Nat. Hist.* **37.** S. 281—306. Taf. 11—19. 4 Textf.
- Case, E. C.**, 1915. A mounted specimen of *Dimetrodon incisivus* Cope in the Univ. of Michigan. *Americ. Journ. of Sci.* **40.** S. 474—478. 6 Textf.
- Case, E. C.**, 1919. Notes on a specimen of *Stylemys nebrascensis* Leidy. *Americ. Journ. of Sci.* **47.** S. 435—438. 5 Textf.
- Case, E. C.**, 1915. Notes on the permo-carboniferous genus *Cricotus* Cope. *Science. N. S.* **42.** S. 797—798.
- Case, E. C.**, 1918. A mounted skeleton of *Edaphosaurus cruciger* Cope in the geol. Coll. of the Univ. of Michigan. *Occas. Pap. Mus. Zool. Michigan Univ. Ann. Arbor.* 1918. Nr. 62. 8 S. 2 Taf.
- Case, E. C.**, 1920. On a very perfect thoracic shield of a large Labyrinthodont in the Geological Collection of the University of Michigan. *Occas. Pap., Mus. of Zool. Univ. of Michigan, Ann. Arbor.* Nr. 82. S. 1—3. 1 Taf.
- Douthitt, H.**, 1917. The structure and relationships of *Diplocaulus*. *Contrib. Walker Mus. Chicago.* **2,** 1. S. 1—40. 2 Taf.
- Drevermann, F.**, 1921. Über einen Schädel von *Trematosaurus Brauni* Burmeister. *Senckenbergiana.* **2,** 3/4. S. 83—90. 3 Textf.
- Fejervary, Baron G. J. v.**, 1916. Beiträge zur Kenntnis von *Rana Métélyi* By. *Mitteil. Jahrb. K. K. Ungar. Geol. Reichsamt.* **23,** 3. S. 133—156. 2 Taf. 22 Textf.
- Gilmore, C. W.**, 1915. On the genus *Trachodon*. *Science.* S. 658—660.
- Gilmore, C. W.**, 1919. An ornithomimid Dinosaur in the Potomac of Maryland. *Science.* S. 394—395.
- Gilmore, C. W.**, 1921. Discovery of Sauropod dinosaur remains in the Upper Cretaceous of New Mexico. *Science N. S.* **54.** S. 274.
- Gilmore, C. W.**, 1916. Description of a new species of tortoise from the Jurassic of Utah. *Ann. Carnegie Mus. Pittsburg.* **10.** S. 7—12. 2 Taf.
- Gilmore, C. W.**, 1917. The fossil turtles of the Uinta Formation. *Pittsburg* **1.** 4<sup>o</sup>.

- Gilmore, C. W., 1915. A New Restoration of *Stegosaurus*. *Proceed. U. S. Nat. Mus.* **49**. S. 355—357. 1 Taf.
- Gilmore, C. W., 1915. On the Fore Limb of *Allosaurus fragilis*. *Proceed. U. S. Nat. Mus.* **49**. S. 501—513. 7 Textf.
- Gilmore, C. W., 1916. Osteology of *Thescelosaurus*, an orthopodons Dinosaur from the Lance Formation of Wyoming. *Proceed. U. S. Nat. Mus.* **49**. S. 591—616. 4 Taf. 20 Textf.
- Gilmore, C. W., 1919. A New Restoration of *Triceratops*, with Notes on the Osteology of the Genus. *Proceed. U. S. Nat. Mus.* **55**. S. 97—112. Taf. 3—9. Textf. 1—6.
- Gilmore, C. W., 1919. New Fossil Turtles, with Notes on Two Described Species. *Proceed. U. S. Nat. Mus.* **56**. S. 113—132. Taf. 29—37. Textf. 1—8.
- Gilmore, C. W., 1919. A mounted skeleton of *Dimetrodon gigas* in the U. S. Nat. Mus. with note on the skeletal anatomy. *Proceed. U. S. Nat. Mus.* **56**. S. 525—539. 4 Taf. 8 Textf.
- Gilmore, C. W., 1921. The Fauna of the Arundel Formation of Maryland. *Proceed. U. S. Nat. Mus.* **59**. S. 581—594. Taf. 110—114.
- Gilmore, C. W., 1920. Osteology of the Carnivorous Dinosauria in the U. S. Nat. Mus., with special reference to the Genera *Antrodemus* (*Allosaurus*) and *Ceratosaurus*. *Smith. Inst. Bull. Nr. 110*. XI + 159 S. 36 Taf. 79 Textf.
- Gregory, W. K., 1919. The pelvis of Dinosaurs; a study of the relations between muscular stressness and skeletal forms. *Copeia* No. 69. S. 18—20.
- Gregory, W. K., 1920. Restoration of *Camarasaurus* and life model. *Proc. Nat. Acad. Sci.* **6**. S. 16—17.
- Haughton, S. H., 1915. On some dinosaur remains of Bushmanland. *Transact. Roy. Soc. South Africa.* **5**. S. 205—264. 6 Textf.
- Haughton, S. H., 1915. Investigations in South African fossil Reptiles and Amphibia. Pt. I) On a new species of *Trematosaurus*. *Ann. South Afric. Mus.* **12**, 2 u. 3. S. 47—51. 2 Taf. 1 Textf.
- Haughton, S. H., 1915. Investigations in South African fossil Reptiles and Amphibia. Pt. II) On a new *Dinocephalian* from the Gough. *Ann. South Afric. Mus.* **12**, 2 u. 3. S. 52—54. 1 Taf.
- Haughton, S. H., 1915. Investigations in South African fossil Reptiles and Amphibia. Pt. III) On two new *Therocephalians* from the Gough. *Ann. South Afric. Mus.* **12**, 2 u. 3. S. 55—57.
- Haughton, S. H., 1915. Investigations in South African fossil Reptiles and Amphibia. Pt. IV) On some new *Anomodonts*. *Ann. South Afric. Mus.* **12**, 2 u. 3. S. 58—62. 1 Taf.
- Haughton, S. H., 1915. Investigations in South African fossil Reptiles and Amphibia. Pt. V) On the genus *Rhinesuchus* Broom with notes on the described species. *Ann. South Afric. Mus.* **12**, 2 u. 3. S. 65—77. 1 Taf.
- Haughton, S. H., 1915. Investigations in South African fossil reptiles and Amphibia. Pt. VI) On a new type of *Dinocephalian* (*Moschosaurus longiceps*). *Ann. South Afric. Mus.* **12**, 2 u. 3. S. 78—87. 2 Textf.

- Haughton, S. H.**, 1915. Investigations in South African fossil Reptiles and Amphibia. Pt. VII) On some new Gorgonopsians. Ann. South Afric. Mus. **12**, 2 u. 3. S. 82—90. 1 Taf. 2 Textf.
- Haughton, S. H.**, 1915. Investigations in South African fossil Reptiles and Amphibia. Pt. VIII) On a skull of the genus Kannemeyeria. Ann. South Afric. Mus. **12**, 2 u. 3. S. 91—97. 3 Textf.
- Haughton, S. H.**, 1915. Investigations in South African fossil Reptiles and Amphibia. Pt. IX) A new Thecodont from Stormberg beds. Ann. South Afric. Mus. **12**, 2 u. 3. S. 98—105. 3 Textf.
- Haughton, S. H.**, 1917. Descriptive catalogue of the Anomodontia with especial reference to the examples in the South African Museum. Pt. 1. Ann. South Afric. Mus. **12**, 5. S. 127—174. 3 Taf. 20 Textf.
- Haughton, S. H.**, 1918. Some new carnivorous Therapsida, with notes upon the brain-case in certain species. Ann. South Afric. Mus. **12**, 6. S. 175—216. 15 Textf.
- Haughton, S. H.**, 1920. On the genus Ictidopsis. Ann. Durban Mus. **2**, 5. S. 243—246. 2 Textf.
- Hoepen, E. C. N. van**, 1914. Contribution to the knowledge of the Reptiles of the Karroo-formation. 2) The lower jaw of Lystrosaurus. Ann. Transvaal Mus. **4**, Nr. 4. S. 208—217. 2 Taf.
- Hoepen, E. C. N. van**, 1915. Contribution to the knowledge of the Reptiles of the Karroo-formation. 3) The skull and other Remains of Lystrosaurus Putterilli n. sp. Ann. Transvaal Mus. **5**. S. 70—82. 3 Taf.
- Hoepen, E. C. N. van**, 1916. Preliminary notice of new Reptiles of the Karroo-formation. Ann. Transvaal Mus. **5**. Suppl. 2, Nr. III.
- Hoepen, E. C. N. van**, 1916. A new Karroo Reptile. Ann. Transvaal Mus. **5**. Suppl. 3, Nr. III. 1 S.
- Hoepen, E. C. N. van**, 1916. Preliminary description of some new Lystrosauri. Ann. Transvaal Mus. **5**, Nr. 3.
- Hoepen, E. C. N. van**, 1920. Contributions to the knowledge of the Reptiles of the Karroo formation. 5) A new Dinosaur from the Stormberg Beds. Ann. Transvaal Mus. **7**, 2. S. 77—92. Taf. 9—10. Textf. 6.
- Hoepen, E. C. N. van**, 1920. Contribution to the knowledge of the Reptiles of the Karroo formation. 6) Further Dinosaurian Material in the Transvaal Museum. Ann. Transvaal Mus. **7**, 2. S. 93—141. Taf. 11—23. Textf. 27.
- Holland, W. J.**, 1915. Heads and tails; a few notes relating to the structure of the Sauropod Dinosaurs. Ann. Carnegie Mus. Pittsburgh. **9**. S. 273 bis 278, 1 Taf.
- Holland, W. J.**, 1916. Apatosaurus Louisae (great quarry near Jensen, Utah). Ann. Carnegie Mus. Pittsburgh. **10**. S. 143—145.
- Huene, F. v.**, 1920. Gonioglyphus, ein alttriassischer Stegocephale aus Indien. Acta Zool. S. 433—464. 3 Taf. 14 Textf.
- Huene, F. v.**, 1914. Saurischia and Ornithischia. Geol. Mag. 2 Seiten.
- Huene, F. v.**, 1914. Dinosaurs not a natural order. Americ. Journ. Sci. **38**. S. 145—146.
- Huene, F. v.**, 1915. On Reptiles of New Mexican Trias in the Cope Collection. Bull. Americ. Mus. Nat. Hist. **34**. S. 485—508.

- Huene, F. v.**, 1921. Ein Plesiosaurierrest aus dem untersten Lias Württembergs. Zentralbl. f. Mineral. Geol. u. Paläont. S. 401—405. 2 Textf.
- Huene, F. v.**, 1921. Über einen wohl erhaltenen Gaumen von Trematosaurus Brauni. Zentralbl. f. Mineral. Geol. u. Paläont. S. 502—504. 2 Textf.
- Janensch, W.**, 1920. Über Elaphrosaurus Bambergi und die Megalosaurier aus den Tendaguru-Schichten Deutsch-Ostafrikas. Sitzungsber. Ges. naturf. Freunde Berlin. Nr. 8—10. S. 225—235. 8 Textf.
- Joleau, L.**, 1920. Sur la présence d'un Gavialidé du genre Tomistoma dans le Pliocène à eau douce de l'Éthiopie. C. R. Ac. Sci. Paris. **171**. S. 816—818.
- Loomis, F. B.**, 1919. An Amphibian from the Eocene. Amer. Journ. Sci. **47**. S. 217—219. 1 Textf.
- Lull, R. S.**, 1917. On the function of the „Sacral-Brain“ in Dinosaurs. Amer. Journ. Sci. **44**. S. 471—477.
- Maltey, C. A.**, 1918. Note on some Dinosaurian Remains recently discovered in the Lameta beds at Jubbulpore. Auszug in: J. and Proc. As. Soc. Bengal. N. S. **14**.
- Moodie, R. L.**, 1914. Fossil frogs of North America. Americ. Journ. Sci. **38**. S. 531—536. 8 Textf.
- Moodie, R. L.**, 1915. A remarkable Microsaur from the Coal Measures of Ohio. Science. N. S. **41**, 34/35.
- Moodie, R. L.**, 1915. A sphenoidal sinus in Dinosaurs. Science. S. 288 bis 289.
- Moodie, R. L.**, 1915. The scaled Amphibia of the Coal Measures. Science. S. 463—464.
- Moodie, R. L.**, 1915. The migration and geographic distribution of the fossil Amphibia. Americ. Jour. Sci. **39**. S. 186—190. 1 Karte.
- Moodie, R. L.**, 1916. The coal measure Amphibians of North America. Publ. Carnegie Inst. Washington. Nr. 238.
- Mook, C. Ch.**, 1917. Criteria for the Determination of Species in the Sauropoda with Description of a new Species of Apatosaurus. Bull. Americ. Mus. Nat. Hist. **37**. S. 355—360. 2 Textf.
- Mook, Ch. C.**, 1917. The fore and hind limbs of Diplodocus. Bull. Americ. Mus. Nat. Hist. **37**. S. 815 ff.
- Nopsca, F. v.**, 1914. Über das Vorkommen der Dinosaurier in Siebenbürgen. Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien. **64**. S. 12—14.
- Nopsca, F. v.**, 1915. Die Dinosaurier der Siebenbürgischen Landesteile Ungarns. Mitteil. Jahrb. Kgl. Ungar. Geol. Reichsanst. **23**. 24 S. 4 Taf. 3 Textf.
- Nopsca, F. v.**, 1918. Leipsanosaurus nov. gen., ein neuer Thyreophore aus der Gosau. Földtany Közlöny. **48**. S. 324—328. 3 Taf.
- Osborn, H. F.**, 1916. Skeletal Adaptions of Ornitholestes, Struthiomimus, Tyrannosaurus. Americ. Mus. Nat. Hist. **35**. S. 733—771. Taf. 24—27. Textf. 1—21.
- Osborn, H. F. and Mook, Ch. C.**, 1919. Camarasaurus, Amphicoelias and other Sauropods of Cope. Bull. Geol. Soc. America. **30**. S. 379—388.



- Osborn, H. F. and Mook, Ch. C.**, 1921. *Camarasaurus*, *Amphicoelias* and other Sauropods of Cope. Mem. Americ. Mus. Nat. Hist. **3**, Teil 3. S. 249—387. 35 Taf. 127 Textf.
- Parks, W. A.**, 1920. The osteology of the trachodont Dinosaur *Kritosaurus incurvimanus*. Univ. Toronto Studies Geol. Ser. No. 11. 74 S. 7 Taf.
- Pompecky, J. R.**, 1920. Das angebliche Vorkommen und Wandern des Parietalforamens bei Dinosauriern. Sitzungsber. Ges. naturf. Freunde Berlin. S. 109—129. 9 Textf.
- Reis, O. M.**, 1922. Über das Hautskelett von *Iguanodon*. Zentralbl. f. Min. Geol. u. Paläont. S. 85—90. 1 Textf.
- Rogers, A. W.**, 1915. On the occurrence of dinosaurs in Bushmanland. Transact. Roy. Soc. South Africa. **5**. S. 295 ff.
- Sellards, E. H.**, 1916. A new tortoise and a supplementary note on the gavia *Tomistoma americana*. Americ. Journ. Sci. **42**. S. 235—240.
- Sinclair, W. J.**, 1917. A new Labyrinthodont from the Triassic of Pennsylvania. Americ. Journ. Sci. **43**. S. 319—321.
- Shuler, E. W.**, 1917. Dinosaur Tracks in the Glen Rose Limestone near Glen Rose, Texas. Americ. Journ. Sci. **44**. S. 294—298. 3 Textf.
- Sollas, W. J.**, 1920. On the structure of *Lysorophus*, as exposed by serial sections. Phil. Transact. R. Soc. London. **212 B**. S. 1—47. 1 Taf. 44 Textf.
- Steiner, H.**, 1921. Hand und Fuß der Amphibien, ein Beitrag zur Extremitätenfrage. Anatom. Anzeiger. **53**. S. 513—542.
- Watson, D. M. S.**, 1914. A femur of reptilian type from lower Carboniferous of Scotland. Geol. Mag. Dec. VI. **1**. S. 347—348. 1 Taf.
- Watson, D. M. S.**, 1916. Stegocephalia of Senekal by Dr. E. C. N. van Hoepen. Geol. Mag. Dec. VI. **3**. S. 83—87.
- Watson, D. M. S.**, 1916. On the structure of the Brain-Case in certain Lower Permian Tetrapods. Bull. Americ. Mus. Nat. Hist. **35**. S. 611—636. 11 Textf.
- Watson, D. M. S.**, 1916. Brain-case in *Eryops* and other permian types. Bull. Americ. Mus. Nat. Hist. **35**. S. 611—636.
- Watson, D. M. S.**, 1916. Reconstruction of the Skulls of three Pelycosaurs in the Americ. Mus. of Nat. Hist. Bull. Americ. Mus. Nat. Hist. **35**. S. 637—648.
- Wegner, R. N.**, 1914/15 [1916]. Über die Konvergenzerscheinungen in den Abwehrorganen jurassischer Dinosaurier und einiger Kameruner Chamaeleon-Arten. Sitzungsber. u. Abhandl. Nat. Ges. Rostock. N. F. **6**. S. 53—55.
- Wieland, G. R.**, 1920. The longneck Sauropod *Barosaurus*. Science. N. S. **51**. S. 528—530.
- Wiman, C.**, 1916. Neue Stegocephalenfunde aus den Posidonomya-Schiefern Spitzbergens. Bull. Geol. Inst. Upsala. **13**, 2. S. 211—222. 2 Taf. 4 Textf.
- Wiman, C.**, 1919. Ein Archosaurier aus der Trias Spitzbergens. Bull. of the Geol. Inst. of the Univ. of Upsala. **16**. S. 81—85. 4 Textf.

## 13. Aves.

- Beebe, C. W., 1915. The Tetrapteryx-stage in the ancestry of birds. *Zoologica*. 2. Nr. 2.
- Lambrecht, K., 1917. Die Ausbildung und Geschichte der europäischen Vogelwelt. *Aquila*, Budapest. 24. S. 191—221.
- Lambrecht, K., 1921. Aves, im *Fossilium Catalogus*, edit. a C. Diener. W. Junk, Berlin. 1. S. 1—104.
- Matthew, W. D. and Granger, W., 1917. The Skeleton of *Diatryma*, a Gigantic Bird from the Lower Eocene of Wyoming. *Bull. Americ. Mus. Nat. Hist.* 37. S. 307—326. 14 Taf. 1 Textf.
- Newton, E. T., 1921. Fossil Birds collected by Dr. Forsyth Major in Sardinia, Corsica and Greece. *Proc. Zool. Soc.*
- Shufeldt, R. W., 1915. On a restoration of the base of the cranium of *Hesperornis regalis*. *Bull. Americ. Palaeontol.* Nr. 25.
- Shufeldt, R. W., 1917. Fossil birds found at Vero, Florida. 9th Ann. Rep. Florida State Geol. Surv. S. 35—42. 2 Taf.
- Steiner, H., 1919. Das Problem der Diastaxie des Vogelflügels. *Jenaische Zeitschr. f. Naturwissensch.* 55. S. 221—496. 3 Taf. 49 Textf.
- Woodward, A. S., 1917. On the development from the matrix of further parts of the skeleton of *Archaeopteryx*. *Geol. Mag.*

## 14. Mammalia.

- Abel, O., 1919. Die Rekonstruktion von *Mastodon angustidens* Cuv. *Naturw. Wochenschr.* N. F. 18. S. 217—224. 3 Textf.
- Abel, O., 1920. Studien über die Lebensweise von *Chalicotherium*. *Acta Zoologica*. S. 21—60. 14 Textf.
- Athanasiu, S., 1912 (Bucuresti 1915). Resturi de mamifere cvaternare de la Malusteni in jud. Covurlui. *Annarul. Inst. Geol.* 6.
- Andrews, C. W., 1916. Note on a new baboon (*Simopithecus* Oswaldi, g. et. sp. n.) from the ?Pliocene of British East Africa. *Ann. a. Mag. of Nat. Hist.* Ser. VIII, 18. S. 410—419. 1 Taf.
- Andrews, C. W., 1919. A description of a new species of *Zeuglodon* and of leathery turtle from the Eocene of Southern Nigeria. *Proceed. Zoolog. Soc. London.* S. 309—319. 2 Taf. 3 Textf.
- Anthony, E., 1916. Preliminary Diagnosis of an apparently New Family of Insectivores. *Bull. Americ. Mus. Nat. Hist.* 35. S. 725—728. 1 Taf.
- Anthony, H. E., 1917. New Fossil Rodents from Porto Rico, with additional Notes on *Elasmodontys obliquus* Anthony and *Heteropsomys insulans* Anthony. *Bull. Americ. Mus. Nat. Hist.* 37. S. 183—190. 1 Taf.
- Anthony, H. E., 1917. Two new fossil Bats from Porto Rico. *Bull. Americ. Mus. Nat. Hist.* 37. S. 565—568. 1 Taf.
- Anthony, H. E., 1918. The Indigenous Mammals of Porto Rico Living and Extinct. *Mem. Americ. Mus. Nat. Hist.* 2. Teil 2. S. 333—435. Taf. 55—74. Textf. 55.
- Barbour, H., 1916. Evidence of the Ligamentum teres in Nebraska Proboscidea. *Amer. Journ. Sci.* 41. S. 251—254. 6 Textf.
- Bataller, J. R., 1918. Mamífers fòssils de Catalunya. *Treballs Inst. Catalana d'Hist. Nat.* S. 111—272. Taf. 4—22.

- Bataller, J. R.**, 1921. Mamífers Fossils de Catalunya. Nota paleontologica. Bull. Inst. Catalana d'Hist. Nat. Ser. 2a. 1. S. 80—86. 1 Taf.
- Bishop, S. C.**, 1921. The Temple Hill (Orange County, N. 4) Mastodon. Science. N. S. 54. 170 S.
- Broom, R.**, 1915. On the origine of Mammals (Coronian lecture). Phil. Transact. R. Soc. London. 206 B. S. 1—48. 8 Taf.
- Clarke, J. M.**, 1919. An Elephant with for tusks. Science. 24. S. 395—396. 1 Textf.
- Dietrich, W. O.**, 1921. Über den „horizontalen“ Zahnwechsel bei Mastodon und Elephas. Zentralbl. f. Min. usw. S. 595—602. 4 Textf.
- Dietrich, W. O.**, 1921. Zur spätglazialen Steppenfauna. Zentralbl. f. Min. usw. S. 734—736.
- Dubois, A.**, 1917. Les Fouilles de la Grotte de Cotencher. C. R. Soc. Vaud. d. Sc. Nat. séanc. d. 4. Avril 1917. Arch. d. Sc. phys. et nat. de Genève. 44. S. 300—302.
- Fabiani, R.**, 1917. I Mammiferi Quaternari della Regione Veneta. Mem. Inst. Geolog. d. R. Univ. di Padova. 5. 173 S. Taf. 30. Textf. 16.
- Frenguelli, J.**, 1921. Sobre un Proterotérico del Pampeano superior de Córdoba Neolicaphrium recens nob. Actas de la Acad. Nac. de Ci. en Cordoba (Rep. Argentina). 7. S. 1—23. 6 Textf.
- Gidley, J. W.**, 1919. New Species of Clamodonts from the Fort Union (Basal Eocene) of Montana. Bull. Americ. Mus. Nat. Hist. 41. S. 541 bis 556. 1 Taf. 10 Textf.
- Granger, W.**, 1917. Notes on Paleocene and Lower Eocene Mammal Horizons of Northern Mexico and Southern Colorado. Bull. Americ. Mus. Nat. Hist. 37. S. 821—830. 2 Taf. 1 Karte.
- Granger, W. and Gregory, K.**, 1917. A Revision of the Eocene Primates of the Genus Notharctus. Bull. Americ. Mus. Nat. Hist. 37. S. 841 bis 860. 5 Taf.
- Gregory, W. K.**, 1915. 1) On the relationship of the Eocene Lemur Notharctus to the Adapidae and to other Primates, 2) On the classification and Phylogeny of the Lemuroidea. Bull. Geol. Soc. America. 26. S. 419—446.
- Gregory, W. K.**, 1920. On the structure and relations of Notharctus, an american eocene Primate. Mem. Americ. Mus. Nat. Hist. 3. Teil 2. S. 51—243. 46 Taf. 84 Textf.
- Hay, O. P.**, 1915. A Contribution to the Knowledge of the extinct Sirenian Desmostylus [Hesperus. Proceed. U. S. Nat. Mus. 49. S. 381—397. Taf. 56—58.
- Hay, O. P.**, 1916. Description of two extinct Mammals of the order Xenarthra from the Pleistocene of Texas. Proceed. U. S. Nat. Mus. 51. S. 107—123. Taf. 3—7.
- Hilzheimer, M.**, 1920. Dritter Beitrag zur Kenntnis der Bisonten. Arch. f. Naturgeschichte. 84 (1918), Abt. A. 47 S. 25 Textf.
- Latorre, C. A.**, 1919. Mamíferos de Yacimiento Solutrense de San Juan de Ramis. Treballs de Mus. d. Ciènc. Nat. d. Barcelona. 7, 1. S. 1—21. 3 Textf.

- Loomis, F. B.**, 1920. On *Ticholeptus rusticus* and the genera of Oreodontidae. *Americ. Journ. of Sci.* **50**. S. 281—292. 4 Textf.
- Lull, R. S.**, 1921. New Camels in the Marsh Collection. *Americ. Journ. Sci. Ser. V.* **1**. S. 392—404. 5 Textf.
- Lull, R. S.**, 1921. Fauna of the Dallas Sand and Pits. *Americ. Journ. Sci. Ser. V.* **2**. S. 159—176. 5 Textf.
- Mayet, Nugue et Daraste de la Chavanne**, 1920. Découverte d'un squelette d'Elephas planifrons Falc. dans les sables de Chagny, à Bellecroix près Chagny (Saône et Loire). *C. R. Sci. Paris.* **171**. S. 308—311.
- Matsumoto, H.**, 1915. A contribution to the Morphology, Palaeobiology and Systematic of *Desmostylus*. *Sci. Rep. Imp. Univ. Sendai, Japan.* (2) **3**, 1. S. 61—74. 1 Taf.
- Matsumoto, H.**, 1921. Descriptions of Some New Fossil Mammals from Kani District, Prov. of Mino with Revision of Some Asiatic Fossil Rhinocerotids. *Sc. Rep. Tohoku Imp. Univ. Sendai, Japan.* II Ser. **5**. Nr. 3. S. 75—91. 2 Taf.
- Matsumoto, H.**, 1921. *Megalohyrax* Andrews and *Titanohyrax* g. n. — A revision of the Genera of Hyracoids from the Fayum, Egypt. *Proceed. Zool. Soc. London.* No. IV. S. 839—850. 6 Textf.
- Matthew, W. D. and Granger, W.**, 1915. A Revision of the Lower Eocene Wasatch and Wind River Fauna: Part. II. Order Condylarthra. Family Hypsodontidae, Part. III. Order Condylarthra, Family Phenicodontidae and Meniscotheriidae, Part. IV. Entelonychia, Primates, Insectivora (Part). *Bull. Americ. Mus. Nat. Hist.* **34**. S. 311—328, 328—362, 429—484. Taf. 0 + 0 + 1. Textf. 9 + 17 + 52.
- Matthew, W. D.**, 1917. A Paleocene Bat. *Bull. Americ. Mus. Nat. Hist.* **37**. S. 569—572. 1 Textf.
- Matthew, W. D.**, 1917. The Dentition of Nothodectes. *Bull. Americ. Mus. Nat. Hist.* **37**. S. 831—840. 3 Taf.
- Matthew, W. D.**, 1918. Contributions to the Snake Creek Fauna. With Notes upon the Pleistocene of Western Nebraska. *Americ. Mus. Expedit. of 1916.* *Bull. Americ. Mus. Nat. Hist.* **38**. S. 183—230. Taf. 4 bis 10. Textf. 1—20.
- Matthew, W. D. and Granger, W.**, 1918. A Revision of the Lower Eocene Wasatch and Wind River Faunas. *Bull. Americ. Mus. Nat. Hist.* **38**. S. 565—658. 68 Textf.
- Matthew, W. D.**, 1918. Affinities and Origin of the Antillean Mammals. *Bull. Geol. Soc. America.* **29**. S. 657—666.
- Matthew, W. D.**, 1919. Recent discoveries of fossil vertebrates in the West Indie and the bearing on the origin of the Antillean fauna. *Proc. Americ. Philos. Soc.* **58**. S. 151—181.
- Matthew, W. D.**, 1920. Three-toed horses: a fossil record that provides direct evidence of evolution. *Nat. Hist.* **20**. S. 473—478. Taf. 1.
- Matthew, W. D.**, 1921. *Stehlinius*, a new eocene insectivore. *Americ. Mus. Novitates.* No. 14. S. 1—5. 4 Textf.
- Matthew, W. D. and Granger, W.**, 1921. New genera of palaeocene Mammals. *Americ. Mus. Nat. Hist. Novitates.* No. 13. S. 1—7.

- Merriam, T. C.**, 1921. Origin and history of the Bear Family in the Western Hemisphere with particular reference to the relation of this question to problems of geographical history. *Proceed. Nat. Acad. of Sc. of U. S. A.* **7**. S. 183—185.
- Miller, S. R. and Gidley, J. W.**, 1919. A new Rodent from the Upper Oligocene of France. *Bull. Americ. Mus. Nat. Hist.* **41**. S. 595—602. 1 Taf. 3 Textf.
- Musy, M.**, 1917. La Grotte de Cotencher, la plus ancienne habitation au pied du Grand Salève. *Act. Soc. Helvet. d. Sc. nat.* S. 296—297.
- Osborn, H. F.**, 1914. New Methods of Restoring Eotitanops and Brontotherium. *Bull. Geol. Soc. America.* **25**. S. 406. 1 Textf.
- Osborn, H. F.**, 1914. Restoration of the World Series of Elephants and Mastodons. *Bull. Geol. Soc. America.* **25**. S. 407—410. 2 Textf.
- Osborn, H. F.**, 1921. Adaptive Radiation and Classification of the Proboscidea. *Proceed. U. S. Acad. Sc.* **7**. S. 231—233. 1 Textf.
- Osborn, H. F.**, 1921. The first appearance of the true Mastodon in America. *Science. N. S.* **54**. S. 108.
- Osborn, H. F.**, 1919. New Titanotheres of the Huerfano. *Bull. Americ. Mus. Nat. Hist.* **41**. S. 557—570.
- Oswald, F.**, 1914. The miocene beds of the Victoria Nyanza and the Geology of the country between the lake and the Kisi Highlands. *Andrews. Ch. W.*. On the lower miocene vertebrates from British East Africa. collected by Dr. F. Oswald. *Newton, R. B.*, On some new marine molluscan remains from the Victoria Nyanza region, associated with miocene vertebrates. *Quart. Journ. Geol. Soc.* **70**. S. 128—198. 2 Karten und 9 Tafeln.
- Peterson, O. A.**, 1920. The american Diceratheres. *Mem. Carneg. Mus.* **7**. S. 377—488. Taf. 57—66. Textf. 36.
- Pilgrim, G. C. and Cotter, P.**, 1916. Some newly discovered eocene mammals from Burma. *Rec. Geol. Surv. India.* **47**. S. 42 ff.
- Portis, A.**, 1916. I primi avanci di quadrumani del Suolo de Roma. *Boll. Soc. Geol. Ital.* **35**. S. 239—278.
- Reck, H. und Dietrich, O.**, 1921. Eine neue diluviale Säugetierfundstelle am Minjonjo in Deutsch-Ostafrika, nebst paläontologischer Notiz von W. O. Dietrich. *Sitzungsber. Ges. naturf. Freunde Berlin. Jahrg. 1921*, 1—3. S. 25—36. 5 Textf.
- Revilliod, P.**, 1917. Fledermäuse aus der Braunkohle von Messel bei Darmstadt. *Abh. Großherzogl. Hessische Geol. Landesanst.* **7**. S. 159—196. 1 Taf. 18 Textf.
- Revilliod, P.**, 1920. Contribution à l'étude des Chiroptères des Terrains Tertiaires. II. Teil. *Abh. Schweizer paläontol. Ges.* **44**. S. 63—128. 2 Taf. 46 Textf.
- Rovereto, G.**, 1914. Los estrados araucanos y sus fósiles. *Ann. Mus. Nac. Hist. Nat. Buenos Aires.* **25**.
- Schlosser, M.**, 1920. Beiträge zur Kenntnis der Säugetierreste aus dem untersten Eozän von Reims. *Palaeontographica.* **63**. S. 97—144. 2 Taf.
- Schlosser, M.**, 1921. Die Hipparionienfauna von Veles in Mazedonien. *Abh. Bayrische Akad. Wissensch. Math.-Phys. Klasse.* **29**. Abh. 4. S. 1—55. 2 Taf. 1 Textf.

- Schlosser, M.**, 1921. Neuere Funde von Wirbeltieren, besonders Säugetieren im Tertiär und Pleistocän der iberischen Halbinsel. Zentralbl. f. Mineral. Geolog. u. Paläont. S. 436—444, 471—479, 490—501.
- Schlosser, M.**, 1922. Untermiozäne Wirbeltierreste aus einer Spalte im Jura-kalk von Oberkochen in Württemberg. Zentralbl. f. Mineral. Geolog. u. Paläont. S. 57—60.
- Schulthess, B.**, 1920. Beiträge zur Kenntnis der Xenarthra auf Grund der „Santiago Roth'schen Sammlung“ des zoolog. Museums der Universität Zürich. I) Katalog der „S. Roth'schen Sammlung“ fossiler Säugetiere der Pampasformation. II) Das Skelett der Hand und des Fußes der Xenarthra. Abh. Schweizer Paläont. Ges. **44**. S. 1—119. 6 Taf. 55 Textf.
- Sergeiew, A. S.**, 1916. *Dinotherium gigantissimum* G. Stef. (*Dinotherium proavum* Eichw.) aus der Gegend von Kriwoi Rog. (Russ., franz. Res.). Ber. Geol. Komm. Petersburg. Nr. 6. S. 561—589. 2 Taf.
- Simionescu, J.**, 1922. Über eine pliocäne Wirbeltierfauna aus Rumänien. Zentralbl. f. Mineral. usw. S. 185—186.
- Stefanescu, S.**, 1919. Sur la phylogénie de l'*Elephas africanus*. C. R. Ac. Sci. Paris. **168**. S. 97—99.
- Stefanescu, S.**, 1919. Sur les sections transversales des lames des molaires de l'*Elephas africanus*. C. R. Ac. Sci. Paris. **168**. S. 464—467.
- Stefanescu, S.**, 1919. Sur la coordination des caractères morphologiques et des mouvements des molaires des Éléphants et des Mastodonts. C. R. Ac. Sci. Paris. **168**. S. 906—908.
- Stefanescu, S.**, 1919. Sur la structure des lames des molaires de l'*Elephas indicus* et sur l'origine différente des deux espèces de l'éléphants vivants. C. R. Ac. Sci. Paris. **168**. S. 1208—1210.
- Stehlin, H. G.**, 1917. Le *Pernatherium rugosum* P. Gervais. Bull. Soc. Géol. France. IV. Serie. **18**. S. 123—128.
- Stingelin, T.**, 1917. Mammuthe, Moschusochsen und andere diluviale Tiere aus der Umgebung von Olten. Verh. Schweizer Naturforsch. Ges. S. 268—269.
- Teilhard de Chardin, P.**, 1921. Sur quelques Primates des Phosphorites du Quercy. Ann. de Paléont. **10**, 1—2. S. 1—20. 2 Taf. 6 Textf.
- Thomson Flynn, T.**, 1920. Squalodont Remains from the Tertiary Strata of Tasmania. Nature **103**. S. 406—407.
- Thorpe, M. R.**, 1921. John Day Eporeodons, with descriptions of new genera and species. Americ. Journ. Sci. **3**. S. 93—111. 16 Textf.
- Thorpe, M. R.**, 1921. Two new forms of *Agriochoerus*. Americ. Journ. Sci. **3**. S. 111 ff. 4 Textf.
- Thorpe, M. R.**, 1921. John Day *Promerycochoeri*, with Descriptions of Five New Species and one New Subgenus. Americ. Journ. Sci. Ser. V. **1**, S. 215—244. 6 Textf.
- Thorpe, M. R.**, 1921. *Leptauchenia* Leidy and *Cyclopidius* (Pittecestes) Cope, with Descriptions of New and Little Known Forms in the Marsh Collection. Americ. Journ. Sci. Ser. V. **1**. S. 405—419. 6 Textf.
- Troxell, E. L.**, 1916. An early pliocene one toed horse, *Pliohippus Lullianus*, n. sp. Americ. Journ. Sci. **42**. No. 250. S. 335—348. 7 Textf.

- Troxell, E. L.**, 1917. An oligocene Camel, *Poebrotherium Andersoni* n. sp. *Americ. Journ. Sci.* **43**. S. 381—389. 6 Textf.
- Troxell, E. L.**, 1921. New Amynodonts in the Marsh Collection. *Americ. Journ. Sci. Ser. V.* **2**. S. 21—34. 7 Textf.
- Troxell, E. L.**, 1921. New Species of Hyracodon. *Americ. Journ. Sci. Ser. V.* **2**. S. 34—40. 5 Textf.
- Troxell, E. L.**, 1921. Caenopus, the ancestral Rhinoceros. *Americ. Journ. Sci. Ser. V.* **2**. S. 41—51. 6 Textf.
- Troxell, E. L.**, 1921. A study of Diceratherium and the Diceratheres. *Americ. Journ. Sci. Ser. V.* **2**. S. 197—208. 8 Textf.
- Troxell, E. L.**, 1922. Oligocene Rodents of the Genus *Ischyromys*. *Americ. Journ. Sc. Ser. V.* **3**. S. 123—130. 7 Textf.
- Watson, D. M. S.**, 1916. The monotreme skull: a contribution to mammalian morphogenesis. *Philos. Transact. R. Soc. London. B.* **207**. S. 311—374. 3 Taf. 19 Textf.
- Wortmann, J. L.**, 1920. On some hitherto unrecognized Reptilian characters in the skull of the Insectivora and other Mammals. *Proc. U. S. Nat. Mus. Washington.* 52 S. 16 Textf.
- Zelizko, J. V.**, 1918. Der Steppeniltis (*Foetorius Eversmanni* Less.) im Diluvium bei Wolin. *Bull. intern. Ac. sci. de Bohême.* **26**. II. Cl. No. 59. 10 S. 1 Taf.

#### 14. Homo.

- Birkner, F.**, 1916. Der diluviale Mensch in Europa. 2. verm. Aufl. München, Natur und Kultur. **1**. S. 1—102. 2 Taf. 186 Textf.
- Broek, A. J. P. van den**, 1921. Onze tegenwoordige Kennis van den vorhistorischen Mensch. *Tijdschr. v. h. Kon. Nederl. Aardrijksk. Gen.* 2. Reihe, Tl. 38, Lief. 3. S. 355—389. 14 Textf.
- Broom, R.**, 1919. The Evidence afforded by Boskop Skull of a new species of primitive man (*Homo sapiens*). *Americ. Mus. Nat. Hist. Anthropol. Pap.*
- Burkitt, M. C.**, 1921. Prehistory: A study of Early Cultures in Europe and the Mediterranean Basin. Cambridge, University Press. **1**. S. I—XX, 1—438. Taf. 47.
- Dubois, E.**, 1921. De beteekenis der groote schedelcapaciteit van *Homo neandertalensis*. *Versl. v. d. gew. verg. d. wis- en natuurk. afd. d. Kon. akad. v. wetensch. te Amsterdam.* **29**. Nr. 7. S. 987—1004. 3 Textf.
- Eaton, F. G.**, 1916. The Collection of Osteological Material from Machu Picchu. *Mem. Connecticut Acad. of Arts and Sci.* **5**. S. 1—96. 39 Taf. 1 Karte.
- Gagel, C.**, 1920. Über die angebliche Umstürzung der Diluvialchronologie durch J. Bayer. *Monatsber. Deutsch. Geol. Ges.* **72**. 13 S.
- Gregory, W. K.**, 1919. The evolution of the human face. *Natural History.* **19**. No. 4—5. S. 421—425. 9 Textf.
- Haughton, S. H.**, 1917. Preliminary note on the ancient human skullremains from Transvaal. With notes afforded on fragments of limb-bones by R. B. Thomson and fragments of stone by L. Péringuey. *Transact. R. Soc. South Africa.* **4**, 1. S. 1—14. 11 Taf.

- Hauser, O.**, 1916. La Micoque. Die Kultur einer neuen Diluvialrasse. Leipzig, Veit u. Co. 1. 57 S.
- Hay, O. P.**, 1919. On pleistocene man at Trenton, New Jersey. Anthropologie Seraps No. 2 Washington. S. 5—8.
- Hilber, V.**, 1921. Alter der Pithecanthropusschichten. Centralbl. f. Mineral. usw. S. 149—154.
- Horst, M.**, 1920. Neue „Halbmensch“-Funde der Spättertiärzeit. Neue Weltanschauung. Berlin. Heft 9.
- Horst, M.**, 1921. Ein zweiter „Halbmenschen“-Fund von Piltown. Neue Weltanschauung, Zeitschr. f. Philosoph. u. Naturwissensch. Jahrg. 10. S. 1—10.
- Jacot-Guillarmod**, 1921. Le crâne de Brokenhill. Bull. Soc. Vaudoise des sci. nat. 54. No. 203. S. 208.
- Klaatsch, H.**, 1920. Der Werdegang der Menschheit und die Entstehung der Kultur. Herausgeg. von Ad. Heilborn. Berlin, Deutsches Verlagshaus Bong u. Co. 1. 436 S. 45 Taf. 317 Abb. 13 Beilagen.
- MacCurdy, G. G.**, 1921. Fossil man from Rhodesia. Science. N. S. 54. S. 577.
- Mollison, T.**, 1921. Die Abstammung des Menschen. Die Naturwissenschaften. Jahrg. 9. S. 128—140. 10 Textf.
- Montandon, R. et Gay, L.**, 1917. Une nouvelle station paléolithique au pied du Grand Salève. Actes Soc. Helvétique des Sc. Nat. S. 296—297.
- Pohlig, H.**, 1918. Eiszeit und Urgeschichte des Menschen. 3. Aufl. Leipzig. 1. 158 S. 35 Textf.
- Ramström, M.**, 1921. Der Java-Trinil-Fund „Pithecanthropos“. Upsala Läkareförenings förhandl. N. F. 26. S. 1—37. 4 Textf.
- Sánchez y Sánchez, D.**, 1921. Un cráneo humano prehistorico de Manila. Mem. R. Soc. Española Hist. Nat. 11, 5a. S. 149—211. 4 Taf.
- Saville, M. H.**, 1921. An ancient skeleton discovered in Ecuador. Science. N. S. 54. S. 147—148.
- Sellards, E. H.**, 1917. Review of the evidence on which the human remains found at Vero, Florida, are referred to the Pleistocene. Florida State Geol. Surv. 9<sup>th</sup> Ann. Rep. S. 68—87.
- Schwalbe, G.**, 1921. Studien über das Femur von Pithecanthropus erectus Dubois. Zeitschr. f. Morphologie u. Anthropologie. 21, Heft 3. S. 289 bis 360.
- Steinmann, G.**, 1921. Die Herkunft des Menschengeschlechts. Die Naturwissenschaften. Jahrg. 9. S. 121—128. 1 Textf.
- Steinmann, G.**, 1921. Der Ursprung des Menschen. Die Westmark. S. 457 bis 465.
- Virchow, H.**, 1920. Die menschlichen Skelettreste aus dem Kämpfeschen Bruch im Travertin von Ehringsdorf bei Weimar. Mit Unterstützung der Rudolf Virchow-Stiftung. Jena. 1.
- Werth, E.**, 1920. Absolute Dauer der Spät- und Postglazialzeit und der zugehörigen Kulturen. Korr.-Bl. Deutsch. Ges. Anthropol. usw. 60. 4 S.



**Werth, E.**, 1920. Bemerkungen zu J. Bayer „Die Unhaltbarkeit der bisherigen Eiszeitchronologie Norddeutschlands“. Monatsber. Deutsch. Geol. Ges. **72**. 13 S.

**Wieggers, F.**, 1920. Diluvialprähistorie als geologische Wissenschaft. Abh. Preuß. Geol. Landesanstalt. N. F. **84**. S. 1—210. 68 Textf.

### 15. Plantae.

**Amman, J.**, 1921. Examen du bois silificié; une mousse interessante du lac de Neuchâtel. Bull. Soc. Vaud. Sci. Nat. **54**. Nr. 200. S. 70.

**Arber, E. A. N.**, 1918. A note on submedullary casts of coal-measure Calamites. Geol. Mag. **55**. Nr. 647. S. 212—214.

**Arber, E. A. N.**, 1921. Devonian floras: A study of the origin of Cormophyta, with a preface by D. H. Scott. Cambridge. **1**.

**Berkhemer, F.**, 1921. Über die Böttinger Marmorspalte, sowie über Funde fossiler Pflanzen aus einigen Tuffmaaren der Alb. Jahresheft d. Ver. f. vaterländische Naturk. in Württemberg. **57**. S. 66—78.

**Berry, E. W.**, 1920. Contribution to the mesozoic flora of atlantic coastal plains XIII North Carolina. Boll. Torr. Bot. Club. **47**. Nr. 9. S. 397 bis 406. 2 Textf.

**Berry, E. W.**, 1918. Paleogeographic significance of the Cenozoic Floras of Equatorial America and the adjacent Regions. Bull. Geol. Soc. America. **29**. S. 631—636.

**Berry, E. W.**, 1918. Age of certain plant-bearing beds and associated marine Formations in South-America. Bull. Geol. Soc. America. **29**. S. 637 bis 648.

**Berry, E. W.**, 1920. The Teaching of Palaeobotany. Bull. Geol. Soc. America. **31**. S. 389—394.

**Berry, E. W.**, 1919. Upper Cretaceous Floras of the Eastern Gulf Region in Tennessee, Mississippi, Alabama and Georgia. U. S. Geol. Surv. Prof. Pap. 112. S. 1—177. Taf. 1—33.

**Berry, E. W.**, 1914. Two New Tertiary Species of Trapa. Torreya. **14**. S. 105—108. 5 Textf.

**Berry, E. W.**, 1920. The late Lower Cretaceous at Federal Hill, Maryland. Americ. Journ. Sci. **50**. S. 48—52. 5 Textf.

**Berry, E. W.**, 1920. A fossil sea bean from Venezuela. Americ. Journ. Sci. **50**. S. 310—314. 1 Textf.

**Berry, E. W.**, 1920. The age of the Dakota Flora. Americ. Journ. Sci. **50**. S. 387—390.

**Berry, E. W.**, 1920. A Potamogeton from the Upper Cretaceous. Americ. Journ. Sci. **50**. S. 420—423. 3 Textf.

**Brockmann-Jerosch, H.**, 1920. Die Vegetation des Diluviums in der Schweiz. Verh. Schweiz. Naturf. Ges. Neuenburg. 1920. S. 1—17.

**Brongniart, A.**, 1915. Histoire des végétaux fossiles Facsimile-Edition. W. Junk, Berlin. 2 + 2 Bände. S. 488 + 72. 167 + 31 Taf.

**Chandler, M. E. J.**, 1921. The arctic flora of the Cam Valley. Quart. Journ. Geol. Soc. London. **77**. S. 4—22. 2 Textf.

- Chaney, R. W.**, 1921. A fossil flora from the Puente Formation of the Monterey Group. *Americ. Journ. Sci.* **3**. S. 90—92.
- Church, A. H.**, 1919. Thalassiphyta and the subaerial migration. *Botan. Mem. Nr. 3* Oxford Univ. Press. 95 S.
- Coulter, J. M. and Land, W. J. G.**, 1921. A homosporous American *Lepidostrobus* (Contrib. from the Hull laboratory 283). *Bot. Gaz.* **72**. S. 106—108.
- Dollfuß, G. F. et Fritel, P. H.**, 1920. Catalogue raisonné des Characées fossiles du Bassin de Paris. *Bull. Soc. Geol. d. Fr. Ser. IV.* **19**. S. 243 bis 261. 23 Textf.
- Edwards, W. N.**, 1921. Fossil coniferous wood from Kerguelen Island. *Ann. Bot.* **35**. S. 607—617. 1 Taf. 4 Textf.
- Edwards, W. N.**, 1921. On a small Bennettitalean flower from the Wealden of Sussex. *Ann. and Mag. Nat. Hist. Ser. 9.* **7**. S. 440—442. 1 Taf.
- Edwards, W. N.**, 1921. Notes on *Parka decipiens*. *Ann. and Mag. Nat. Hist.* **9**. Ser. 7. S. 442—444. 1 Taf. 1 Textf.
- Erdtmann, G.**, 1920. Einige geobotanische Resultate einer pollenanalytischen Untersuchung von südschwedischen Torfmooren. *Svensk Bot. Tidskr.* **14**. Heft 2—3. S. 292—299. 2 Textf.
- Etheridge jun., R.**, 1918. Arrangement of the leaves in the Australian species of *Noeggerathiopsis* with a postscript by Prof. A. C. Seward. *Geol. Mag.* **6**. Nr. 649. S. 289—293. 1 Taf.
- Florin, R.**, 1919. Eine Übersicht der fossilen *Salvinia*-Arten mit besonderer Berücksichtigung eines Fundes von *Salvinia formosa* Heer im Tertiär Japans. *Bull. of the Geol. Inst. of the Univ. of Upsala.* **16**. S. 243 bis 260. 1 Taf. 1 Textf.
- Florin, R.**, 1920. Einige chinesische Tertiärpflanzen. *Svensk. Bot. Tidskr.* **14**. S. 239—243. 1 Textf.
- Frentzen, K.**, 1915. Die Flora des Buntsandsteines Badens. *Mitteil. Bad. Geol. Landesamt.* **8**. 71 S. 13 Taf.
- Frentzen, K.**, 1922. Keuperflora und Lunzerflora. *Zentralbl. f. Mineral. Geol. u. Paläont.* S. 23—28.
- Gothan, W.** Paläobotanische Veröffentlichungen aus den Jahren 1914—1918. *Zeitschr. f. Botanik.* **11**. Jahrg., H. 4/5. S. 187—201.
- Gothan, W.**, 1919. Über einen interessanten Pteridospermenfund. *Zeitschr. Deutsch. Geol. Ges. Mt. Ber.* **71**. S. 80.
- Gothan, W.**, 1921. Weiteres über die ältesten Landpflanzen. *Naturw. Wochenschr.* S. 399—402.
- Gothan, W. und Nagel, K.**, 1920. Über einen cedroiden Coniferenzapfen aus dem Untereozän der Greifswalder Oie. *Jahrb. Preuß. Geol. Landesanst.* **41**. Teil I, 1. S. 121—131. 1 Taf.
- Grandori, L.**, 1914. La Flora dei Calcari Grigri del Veneto. *Mem. Inst. Geol. d. R. Univ. d. Padova.* **2**. S. 45—112. 5 Taf.
- Guillarmod, J. J.**, 1921. Bois silifiés. *Bull. Soc. Vaud. Sci. Nat.* **54**. No. 200. S. 71—73.
- Halle, T. G.**, 1921. On the Sporangia of some mesozoic ferns. *Ark. f. Bot.* **17**. 28 S. 2 Taf. 1 Textf.

- Hamshaw, T. H.**, 1921. An *Ottokaria*-Like Plant from South Africa. Quart. Journ. geol. soc. London. **77**. S. 285—296. 1 Taf.
- Holden, R.**, 1914. On the relation between *Cycadites* and *Pseudocycas*. New Phytolog. **13**. S. 334—340. 1 Taf.
- Holden, R.**, 1915. On the cuticles of some Indian Conifers. Bot. Gaz. **60**. S. 215—227. 1 Taf.
- Knowlton, F. H.**, 1916. Principles governing the Use of fossil Plants in Geologic Correlation. Bull. Geol. Soc. America. **27**. S. 525—530.
- Knowlton, F. W.**, 1918. Relations between the mesozoic Floras of North and South America. Bull. Geol. Soc. America. **29**. S. 607—614.
- Kräusel, R.**, 1919. Die Pflanzen des schlesischen Tertiärs. In Gemeinschaft mit den Herren H. Reimann †, E. Reichenbach, F. Meyer und W. Prill bearbeitet und herausgegeben. Jahrb. Kgl. Preuß. Geol. Landesanst. **38**, Teil 2, Heft 1—2. S. 1—338. 8°. 26 Taf. 68 Textf.
- Kräusel, R.**, 1920. Nachträge zur Tertiärflora Schlesiens I und II. Jahrb. Preuß. Geol. Landesanst. **39**, Teil 1. S. 329—417, 418—460. 12 und 11 Taf.
- Kräusel, R.**, 1921. Über einige Pflanzen aus dem Keuper von Lunz (Niederösterreich). Jahrb. Preuß. Geol. Landesanst. **41**, I, 1. S. 192—209. Taf. 9—11.
- Kräusel, R.**, 1921. Ist *Taxodium distichum* oder *Sequoia sempervirens* Charakterbaum der deutschen Braunkohle? Ber. Deutsch. Bot. Ges. **39**. S. 258—263. 3 Textf.
- Kräusel, R.**, 1921. Paläobotanische Notizen. IV. Die Erforschung der tertiären Pflanzenwelt, ihre Methoden, Ergebnisse und Probleme (Antrittsvorlesung). Senckenbergiana. **3**. S. 87—98.
- Kurtz, F.**, 1921. Atlas de Plantas Fósiles de la Republica Argentina (Obra postuma de acuerdo con los manuscritos). Actas d. l. Acad. Nac. d. Ci. en Cordoba (Argentina). **7**. S. 133—153. 27 Taf.
- Lundquist, G.**, 1919. Fossile Pflanzen der Glossopteris-Flora aus Brasilien. Kungl. Svenska Vetenskaps-Handl. **60**, Nr. 3. S. 1—36. 2 Taf. 2 Textf.
- Menzel, P.**, 1914. Beitrag zur Kenntnis der Tertiärflora aus dem Gebiete des Vierwaldstätter Sees, in „Baumberger und Menzel“. Mém. Soc. Palaeont. Suisse. **40**. S. 21—84. Taf. 1—4.
- Menzel, P.**, 1921. Über hessische fossile Pflanzenreste. Jahrb. Preuß. Geol. Landesanst. **41**, Teil I, 2. S. 340—391. Taf. 14—18.
- Moodie, R. L.** 1921. Bacteria in the American Permian. Scienc. N. S. **54**. S. 194—195.
- Pélourde, F.**, 1916. Les Progrès réalisés dans l'Etude des Cycadophytes de l'époque secondaire. Progr. rei botanicae. **5**, 2. S. 129—163. 18 Textf.
- Pia, J. v.**, 1916. Zur Altersbestimmung des Chocdolomites. Különlényomat a Magy. földt. int.
- Schuster, J.**, 1921. Hundert Jahre Phytopaläontologie in Deutschland. Naturw. Wochenschrift. N. F. **20**. S. 305—310.
- Salmi, B.**, 1919. On an Australian specimen of *Clepsydropsis*. Ann. Bot. **33**. S. 81—92. 1 Taf. 2 Textf.

- Sandegren, R.**, 1920. *Najas flexilis* i Fennoskandia under postglacialtiden. Svensk. Bot. Tidskr. **14**. S. 147—167.
- Scott, D. H.**, 1921. The present position of the theory of descendent, in relation to the early history of plants. Rep. Brit. Ass. Edinburgh Sect. K Presid. Address. 17 S.
- Seward, A. C.**, 1914. Antarctic fossils plants. Brit. antarctic („Terra nova“) Expedition 1910. Nat. Hist. Rep. Geol. No. 1, Teil 1. S. 1—49. Taf. 1 bis 8. 3 Karten. 6 Textf.
- Sinnot, W. E. and Bailey, J. W.**, 1915. The Evolution of Herbaceous. Plants and its bearing on certain problems of Geology and Climatology. Journ. of Geol. **23**. S. 289—306.
- Steinmann, G.**, 1921. Rhätische Floren und Landverbindungen auf der Südhalbkugel. Geol. Rundschau. **11**. S. 351—354. 1 Textf.
- Stevens, N. E.**, 1921. Two petrified palms from Interior North America. Americ. Journ. Sci. **51**. S. 431—443. 16 Textf.
- Stoller, J.**, 1920. Fossilführende Diluvialschichten bei Krölpa in Thüringen. Jahrb. Preuß. Geol. Landesanst. **40**, Teil 1, Heft 2. S. 218—267. Textf. 7.
- Twenhof, W. A.**, 1919. Pre-Cambrian and Carboniferous Algal-Deposits. Americ. Journ. Sci. **48**. S. 339—352. 5 Textf.
- Torrey, R. E.**, 1921. Telephragmoxydon and the origin of wood parenchyma. Ann. Bot. **35**. S. 74—77. 1 Taf. 3 Textf.
- Trelease, W.**, 1918. Bearing of the distribution of the existing Flora of Central America and the Antilles on former Land Connections. Bull. Geol. Soc. America. **29**. S. 649—656.
- Walkom, A. B.**, 1918. The Geology of the lower mesozoic rocks of Queensland, with special reference to their distribution and fossil flora and their correlation with the lower mesozoic rocks of other parts of Australia. Proceed. Linn. Soc. N. S. Wales. **43**. S. 37—115.
- Walkom, A. B.**, 1918. Mesozoic floras of Queensland Pt. II. The Flora of the Maryborough (marine) Series. Queensland Geol. Surv. Publ. Nr. 262. 18 S. 2 Taf.
- Walkom, A. B.**, 1919. Mesozoic floras of Queensland Pt. III and IV. The floras of Burrum and Styx River Series. Queensland Geol. Surv. Publ. No. 263. 70 S. 7 Taf.
- Walkom, A. B.**, 1921. On Nummulospermum, gen. nov., the probable Megaspore of Glossopteris. Anat. Journ. Geol. Soc. London. **77**. S. 289—296.
- Wieland, G. R.**, 1920. Paleobotany as viewed by two geologists. Science. N. S. **53**. S. 437—439.
- Wieland, G. R.**, 1920. Distribution and relationships of the Cycadeoids. Americ. Jour. Bot. **7**. S. 154—171. 1 Taf. 5 Textf.
- Wieland, G. R.**, 1921. Monocarpy and Pseudomonocarpy in the Cycadeoids. Americ. Journ. Bot. **8**. S. 218—230. 3 Taf. 1 Textf.
- Yabe, H. and Endô, S.**, 1921. Discovery of stems of a Calamites from the palaeozoic of Japan. Science Rep. Tôhoku Imp. Univ. Sendai II. Ser. Geol. **5**. S. 93—95. 1 Taf.

**Zmuda, A. T.**, 1915. Fossile Flora des Krakauer Diluviums. Bull. Int. Ac. Soc. Cracovie. Ser. B für 1914, erschienen 1915. S. 209—352. Taf. 12 bis 15.

### 16. Problematica.

**Gruits, F. F. and Broderick, T. M.**, 1919. Organic structures in the Biwabik Iron bearing Formation of the Huronian in Minnesota. Americ. Journ. Sci. **48**. S. 199—205. 4 Textf.

**Rosén, S.**, 1919. Über einige neue Problematica in einem fossilführenden Kalkstein aus dem nordschwedischen Hochgebirge. Bull. of the Geol. Inst. of the Univ. of Upsala. **16**. S. 159—168. 4 Textf.

**Raymond, E. P.**, 1922. Seaside Notes. Americ. Journ. Sci. Ser. V. **3**. S. 108—114.



Die angegebenen Preise sind freibleibend; für das Ausland erhöhen sie sich durch den vorgeschriebenen Valuta-Zuschlag.

## **Die Vererbung und Bestimmung des Geschlechts**

von Professor Dr. C. Correns-Berlin und Prof. Dr. R. Goldschmidt.  
Erweiterte Fassung zweier Vorträge. Mit 55 z. T. farbigen Text-  
abbildungen. Gebunden 165 Mk.

## **Die Bestimmung und Vererbung des Geschlechts**

nach neuen Versuchen mit höheren Pflanzen von Professor Dr.  
C. Correns. Mit 9 Textabbildungen. Geheftet 15 Mk.

## **Mechanismus und Physiologie der Geschlechts- bestimmung**

von Professor Dr. Richard Goldschmidt, Mitglied  
des Kaiser-Wilhelm-Instituts für Biologie. Mit zahlreichen Ab-  
bildungen. Gebunden 276 Mk.

## **Die wissenschaftlichen Grundlagen der Pflanzen- züchtung,**

ein Lehrbuch für Landwirte, Gärtner und Forst-  
leute, von Professor Dr. Erwin Baur. Mit 6 Tafeln und 11 Text-  
abbildungen. Gebunden 99 Mk.

## **Die stoffliche Grundlage der Vererbung**

von Th. H. Morgan, Professor der experimentellen Zoologie an der Columbia-  
Universität in New-York. Vom Verfasser autorisierte deutsche  
Ausgabe von Dr. Hans Nachtsheim, Privatdozent für Vererbungs-  
lehre an der Landwirtschaftlichen Hochschule Berlin. Mit 118 Ab-  
bildungen. Gebunden 297 Mk.

## **Grundlagen einer Biodynamik**

von Dr. Johannes Reinke,  
Professor an der Universität Kiel. Geheftet 120 Mk.

Inhaltsverzeichnis von Bd. XXIX Heft 3 4

Abhandlungen

Goldschmidt, R., Untersuchungen über Intersexualität II (Mit Tafel 2)	Seite 145 185
--	------------------

Kleinere Mitteilungen

Deutsche Gesellschaft für Vererbungswissenschaft	193—198
Uphof, J. C. Th., Eine polymorphe $F_1$ -Generation aus der Kreuzung von <i>Phaseolus vulgaris</i> und <i>Phaseolus multiflorus</i>	186 192

Referate

Collier, W. A., Einführung in die Variationsstatistik, mit besonderer Berücksichtigung der Biologie (Koehler)	199
Davenport, C. B., The feebly inhibited (Siemens)	220
Entres, Joseph Lothar, Zur Klinik und Vererbung der Huntington- schen Chorea (Kahn)	219
Frets, Dr. G. P., Heredity of Headform in Man (Lenz)	214
Hertwig, Oskar, Zur Abwehr des ethischen, des sozialen, des poli- tischen Darwinismus (Becher)	200
Kahn, Eugen, Über die Bedeutung der Erbkonstitution für die Ent- stehung, den Aufbau und die Systematik der Erscheinungsformen des Liraseins (Eigenbericht)	219
Klatt, B., Studien zum Domestikationsproblem. Untersuchungen am Hirn (Wagenseil)	210
Klatt, B., Mendelismus, Domestikation und Kraniologie (Wagenseil)	213
Knoll, Fritz, Insekten und Blumen. Experimentelle Arbeiten zur Vertiefung unserer Kenntnisse über die Wechselbeziehungen zwischen Pflanzen und Tieren (Süffert)	202
Meirowsky, E., Über die Entstehung der sogenannten kongenitalen Mißbildungen der Haut (Süffert)	214
Meirowsky und Leven, Tierzeichnung, Menschenscheckung und Systematisation der Muttermäler (Süffert)	214
Nikolaewa, Dr. A., Zur Cytologie der Triticumarten (Autoreferat)	208
Nikolaewa, Dr. A., Zur Kenntnis der Chromosomenzahl in der Gattung <i>Avena</i> (Autoreferat)	209
Schegalow, S., Das Erscheinen des Gigantismus beim Hafer (Auto- referat)	207
Tendeloo, N. Ph., Konstitutionspathologie und Erbllichkeit (Poll)	213

Titel und Inhaltsverzeichnis von Bd. XXIX.







New York Botanical Garden Library



3 5185 00289 2014

